

SÉRIE A, N° 3.237
N° D'ORDRE : 4.109

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques F. AUBERT

PREMIÈRE THÈSE

BIOLOGIE DE QUELQUES
ICHNEUMONIDAE PIMPLINAE
ET D'UNE ESPÈCE TRIMORPHIQUE DU GROUPE
DE *GELIS CORRUPTOR* FÖRST,
AVEC REVISION DES TRAVAUX CONCERNANT
LA THÉORIE DE DZIERZON

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 4 juin 1958 devant la Commission d'examen

M. GRASSÉ	Président
M. POSSOMPES	Examineurs
M. NOIROT	

PARIS

LIBRAIRIE LE FRANÇOIS, 91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
1959

FACULTÉ DES SCIENCES

PRÉSENTÉES

Nom du candidat : **AUBERT**

Prénom : **Jacques - F.**

Date de la soutenance : **4 juin 1958**

Numéro d'ordre : **N° 4109**

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques *Ichneumonidae Pimplinae* et d'une espèce trimorphique du groupe de *Gelis corruptor* Först. avec révision des travaux concernant la théorie de Dzierzon. — Paris, Librairie Le François, 1959. In-8° raisin, 116 p., 16 tabl., 14 fig., 8 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques *Ichneumonidae Pimplinae* et d'une espèce trimorphique du groupe de *Gelis corruptor* Först. avec révision des travaux concernant la théorie de Dzierzon. — Paris, Librairie Le François, 1959. In-8° raisin, 116 p., 16 tabl., 14 fig., 8 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques *Ichneumonidae Pimplinae* et d'une espèce trimorphique du groupe de *Gelis corruptor* Först. avec révision des travaux concernant la théorie de Dzierzon. — Paris, Librairie Le François, 1959. In-8° raisin, 116 p., 16 tabl., 14 fig., 8 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques *Ichneumonidae Pimplinae* et d'une espèce trimorphique du groupe de *Gelis corruptor* Först. avec révision des travaux concernant la théorie de Dzierzon. — Paris, Librairie Le François, 1959. In-8° raisin, 116 p., 16 tabl., 14 fig., 8 pl.

Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

FACULTÉ DES SCIENCES

Notre du candidat : AUBERT

Prénom : Jacques - F.

Date de la soutenance : 4 juin 1958

Numéro d'ordre : N° 4109

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques Lépreux-
moniales Pimplinae et d'une
espèce trimorphique du
groupe de *Gelis corollae*
Först. avec révision des
travaux concernant la théo-
rie de Dieckson. — Paris,
Librairie Le François, 1958.
In-8° raisin, 116 p., 16 tabl.,
14 fig., 8 pl.
Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques Lépreux-
moniales Pimplinae et d'une
espèce trimorphique du
groupe de *Gelis corollae*
Först. avec révision des
travaux concernant la théo-
rie de Dieckson. — Paris,
Librairie Le François, 1958.
In-8° raisin, 116 p., 16 tabl.,
14 fig., 8 pl.
Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques Lépreux-
moniales Pimplinae et d'une
espèce trimorphique du
groupe de *Gelis corollae*
Först. avec révision des
travaux concernant la théo-
rie de Dieckson. — Paris,
Librairie Le François, 1958.
In-8° raisin, 116 p., 16 tabl.,
14 fig., 8 pl.
Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

AUBERT (Jacques-F.). -
Biologie de quelques Lépreux-
moniales Pimplinae et d'une
espèce trimorphique du
groupe de *Gelis corollae*
Först. avec révision des
travaux concernant la théo-
rie de Dieckson. — Paris,
Librairie Le François, 1958.
In-8° raisin, 116 p., 16 tabl.,
14 fig., 8 pl.
Th. Sc. Nat. Paris, 1958.
N° 4109.

SÉRIE A, N° 3.237
N° D'ORDRE : 4.109

THÈSES

PRÉSENTÉES

À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques F. AUBERT

PREMIÈRE THÈSE

BIOLOGIE DE QUELQUES
ICHNEUMONIDAE PIMPLINAE
ET D'UNE ESPÈCE TRIMORPHIQUE DU GROUPE
DE *GELIS CORRUPTOR* FÖRST,
AVEC REVISION DES TRAVAUX CONCERNANT
LA THÉORIE DE DZIERZON

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ



Soutenues le 4 juin 1958 devant la Commission d'examen

M. GRASSÉ	Président
M. POSSOMPES	} Examinateurs
M. NOIROT	

PARIS

LIBRAIRIE LE FRANÇOIS, 91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1959

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÈRES.

PROFESSEURS

G. JULIA	T Analyse supér. et Algèbre supér.	FORTET	T Calcul des probabilités.
FOCH	T Mécan. physique et expérimentale.	SCHWARTZ	T Calcul diff. et intég.
PAUTHENIER	T Electrotechnique générale.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
DE BROGLIE	T Théories physiques.	MALAVARD	T Aviation.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	BRELOT	T Calcul différentiel.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	NORMANT	T Chimie organique.
PÈRES	T Mécanique des fluides et appliq.	BENARD	T Chimie (P.C.B.).
LAUGIER	T Physiologie générale.	BUVAT	T Botanique (E.N.S.).
M. CURIE	T Physique (S.P.C.N.).	DUGUÉ	T Statistiques mathématiques.
MARRABÉ	T Géol. structur. et Géol. appliquée.	GELOSO	T Chimie (S.P.C.N.).
G. DARMOIS	T Calcul probabil. et Physique math.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
J. BOURCART	T Géogr. phys. et Géolog. dynamique	ULRICH	T Physiologie végétale.
PLANTEFOL	T Botanique.	MARÉCHAL	T Optique théorique et appliquée.
GRASSÉ	T Evolution des êtres organisés.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
PRÉVOST	T Chimie organique.	CHADEFAUD	T Botanique.
BOULIGAND	T Applic. de l'analyse à la Géométrie.	DESTRIAU	T Physique (M.P.C.).
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	Mlle LE BRETON	T Physiologie générale.
WYART	T Minéralogie.	SALEM	T Mathématiques générales.
TEISSIER	T Zoologie.	LÉLONG	T Mathématiques générales.
MANGENOT	T Biologie végétale.	DEVILLERS	T Anatomie et histologie comparées.
P. AUGER	T Physique quantique et Relativité.	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
MONNIER	T Physiologie générale.	FRANÇON	T Physique (S.P.C.N.).
PIVETEAU	T Paléontologie.	GLANGEAUD	T Géogr. physique et Géol. dynam.
ROCARD	T Physique (E.N.S.).	GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.).
H. CARTAN	T Mathématiques (E.N.S.).	PISOT	T Calcul des probabilités.
LAFFITTE	T Chimie générale.	ROCH	T Géologie.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	SCHATZMANN	T Astrophysique.
COULOMB	T Physique du globe.	TERMIER	T Paléontologie stratigraphique.
Mlle COUSIN	T Biologie animale (S.P.C.N.).	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	JOLIOT	T Physique nucléaire et radioactivité.
P. DRACH	T Zoologie.	LENNUIER	T Physique (P.C.B.).
KASTLER	T Physique.	RIZET	T Génétique.
EPHROSSI	T Génétique.	Mme TONNELAT	T Théories physiques.
WURMSER	T Biologie physico-chimique.	DIXMIER	T Mathématiques (M.P.C.).
RIVIÈRE	T Géologie (S.P.C.N.).	SOUCHAY	T Chimie générale (P.C.B.).
GAUTHIERET	T Biologie végétale (P.C.B.).	AIGRAIN	T Physique (P.C.B.).
LUCAS	T Recherches physiques.	BRUSSET	T Chimie minérale.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	M. LÉVY	T Physique théorique.
ARNULF	T Optique appliquée.	LENORMANT	T Physiologie.
M. MORAND	T Enseignement de physique.	Mme CHAIX	T Chimie biologique.
SOLEILLET	T Physique.	Mme HUREL-PY	T Biologie végétale (P.C.B.).
FORTIER	T Mécanique expér. des fluides.	PLAUX	T Chimie (P.C.B.).
DANJON	T Astronomie.	BRUN	T Mécan. expér. des fluides.
LAPORTE	T Physique générale et radioactivité.	LEDERER	T Chimie biologique.
JANET	T Mécan. analyt. et Mécan. céleste.	Mme DUBREIL	T Mathématiques
PETIT	T Biologie maritime.	Mme LÉLONG	T Mathématiques (E.N.S.).
QUENEY	T Météorologie et dyn. atmosphér.	BELLAIR	T Géologie (S.P.C.N.).
GALLIEN	T Embryologie.	COTTE	T Physique (M.P.C.).
EICHHORN	T Biologie végétale (S.P.C.N.).	DUBOIS	T Chimie (S.P.C.N.).
DE CUGNAC	T Biologie végétale (S.P.C.N.).	LAMOTTE	T Zoologie (E.N.S.).
Mlle CAUCHOIS	T Chimie physique.	MICHEL	T Chimie (S.P.C.N.).
THELLIER	T Physique du globe	OLMER	T Energétique générale.
L'HÉRITIER	T Génétique.	ROUAULT	T Physique générale.
GRIVET	T Radio-électricité	GAUTHIER	T Mécanique appliquée.
PONCIN	T Mécanique générale.	BACHEWITZ	T Chimie physique.
DUBREIL	T Arithm. et théorie des nombres.	BROSSEL	T Physique atomique.
QUELET	T Chimie organique.	BUSER	T Biologie animale (P.C.B.).
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	CAMUS	T Biologie végétale (P.C.B.).
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	CASTAING	T Physique générale.
CUVILLIER	T Géol. structurale et Géol. appliquée.	CURIEN	T Minéralogie et cristallographie.
JUNG	T Petrographie.	MOYSE	T Physiologie végétale.
TRILLAT	T Microscopie et diffract. électron.	NOIROT	T Evolution des Etres organisés.
WIEMANN	T Chimie organique structurale.	PANNETIER	T Chimie (P.C.B.).
JACQUINOT	T Spectroscopie et Physique céleste.	POSSOMPES	T Biol. animale (P.C.B.).
VASSY	T Physique de l'atmosphère.	PULI MANN	T Chimie théorique.
DESTOUCHES	T Théories physiques.	TEILLAC	T Physique nucléaire et radioactivité.
PRUVOST	T Géologie.	TONNELAT	T Biologie physico-chimique.
AMIEL	T Chimie générale (P.C.B.).	VILLE	T Econométrie.
HOCART	T Minéralogie.	WILLEMART	T Chimie (P.C.B.).
J.-P. MATHIEU	T Physique (P.C.B.).	DODE	T Chimie.
COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.).	FREYMANN	T Physique (S.P.C.N.).
MAY	T Biologie animale (P.C.B.).	GUINOCHE	T Biologie végét. (Orsay)
CHOQUET	T Calcul différentiel et intégral.	ROLLET	T Chimie (P.C.B.).
FELDMANN	T Biologie (P.C.B.).	Mlle JOSIEN	T Chimie (P.C.B.).
GUNIER	T Physique des solides.	CHEVALLEY	T Géom. algèbr. et théorie des groupes
JOST	T Physiologie comparée.	DESUELLE	T Chimie biologique.

Secrétaire général C. MONIER.

BIOLOGIE DE QUELQUES *ICHNEUMONIDAE PIMPLINAE* ET EXAMEN CRITIQUE DE LA THÉORIE DE DZIERZON

PAR

Jacques-F. AUBERT (*)

SOMMAIRE

INTRODUCTION	3
PREMIÈRE PARTIE	
Observations biologiques et anatomiques.....	5
I. MATÉRIEL ET TECHNIQUES.....	5
1. Techniques d'élevage, p. 5.	
II. MODE DE VIE DES ADULTES.....	8
2. Fréquence et répartition des Pimplines dans le bois de Vincennes, p. 8 ; 3. Hivernage, survie à basse température, effets d'un froid prolongé, p. 10; 4. Diapause, p. 13; 5. Nutrition, p. 15; 6. Longévité, p. 16	
III. LES HÔTES	18
7. Conditions requises pour que l'hôte puisse être parasité, p. 18; 8. Varia- tions de taille du parasite en fonction de la taille de l'hôte, p. 22.	
IV. REPRODUCTION	23
9. Accouplement et parthénogenèse, p. 23; 10. Ponte, p. 28; 11. Anatomie, appareil reproducteur, p. 32.	
DEUXIÈME PARTIE	
Révision des travaux concernant la théorie de DZIERZON et observations nouvelles sur le déterminisme du sexe chez les <i>Pimpla</i> F., <i>Apechthis</i> FÖRST. et <i>Itopectis</i> FÖRST.....	47

(*) Contribution à l'étude des Hyménoptères n° 13, Thèse de doctorat d'État (voir n° 12, in *Bull. Soc. ent. Mulhouse* VII-X. 1958, et Macrolépidoptères n° 16, in *Rev. franç. Léop.* 16, 1957, p. 22-31). La biologie des larves de Pimplines fera l'objet de mon prochain travail. De même, étant donné le volume de la présente publication, j'ai été obligé de publier le chapitre concernant *Gelis corruptor* FÖRST. dans le *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 28 (1), 25-28 (travail n° 11 publié par erreur sous le n° 9).

I. RÉVISION DES CONNAISSANCES ACTUELLEMENT ACQUISES.....	47
12. Détermination du sexe chez les Hyménoptères, p. 47 ; 13. Facteurs exerçant une influence sur la proportion des sexes chez les Hyménoptères parasites, p. 48 ; 14. La théorie de DZIERZON, « le sexe à la disposition de la mère » ; A. Le cas de l'Abeille domestique (<i>Apis mellifica</i> L.) ; B. Chez les autres Hyménoptères ; C. Le cas des <i>Ichneumonidae Pimplinae</i> , p. 51.	
II. OBSERVATIONS PERSONNELLES	60
15. Proportions de mâles et de femelles dans la nature chez diverses espèces d'Ichneumonides, p. 60 ; 16. Élevages effectués au laboratoire et difficultés rencontrées, p. 62 ; 17. Pontes dans des hôtes presque exclusivement de grande taille ou exclusivement de petite taille, p. 63 ; 18. Pontes dans de grands et de petits hôtes alternés, p. 73 ; 19. Pontes dans des hôtes de même taille, mais d'espèces différentes, p. 75 ; 20. Pontes dans des nymphes entassées alternant avec des nymphes isolées dans l'ordre 6, 1, 6, 1, 6, 1, ... ou 15, 5, 15, 5, etc., p. 76 ; 21. Pontes dans des nymphes groupées et isolées dans l'ordre 6, 1, 1, 1, 6, 1, 1, 1, 1, ... ou 10, 1, 1, 1, 10, 1, 1, 1, 1, etc., p. 79 ; 22. Pontes dans une série d'hôtes isolés suivie d'une série d'hôtes groupés, p. 84 ; 23. Considérations sur le taux de ponte et la mortalité sélective ou différentielle, p. 88 ; 24. Réponse des <i>Pimplinae</i> aux hôtes-pièges constitués de nymphes entassées alternant avec des nymphes alignées, p. 91 ; 25. Expériences accessoires, p. 93 ; 26. Comment la femelle « mesure-t-elle » son hôte ? p. 94 ; 27. Conclusions, p. 100.	
RÉSUMÉ	103
BIBLIOGRAPHIE	107

INTRODUCTION

Dans le présent travail sont exposés les résultats de recherches poursuivies durant plusieurs années à Paris, au Laboratoire d'Évolution des êtres organisés que dirige M. le professeur P.-P. GRASSÉ, membre de l'Institut. M. GRASSÉ n'a cessé de me prodiguer ses judicieux conseils; il m'a encouragé plus que tout autre, avec une efficacité, une amabilité et une confiance sans égales dont je lui serai toujours reconnaissant.

Durant plusieurs années, j'ai bénéficié de l'aide du Centre national de la Recherche scientifique (C.N.R.S.) à qui je dois de pouvoir rester en France, pays qui m'a si généreusement accueilli et m'a accordé la liberté indispensable au travail de recherche.

Plusieurs autres maîtres français se sont associés à l'aide que M. GRASSÉ m'a prodiguée, et je tiens à les remercier ici de tout ce qu'ils ont fait pour moi : je pense notamment à M. R. CHAUVIN, directeur du Laboratoire d'apiculture de Bures-sur-Yvette, à M. A. BALACHOWSKY, chef de service à l'Institut Pasteur, mon parrain de recherches, à M. E. DELEURANCE, maître de recherches au C.N.R.S. et à M. CH. NOIROT, maître de conférences à la Sorbonne, qui m'ont aidé et conseillé avec une amabilité que je ne saurais oublier.

Grâce à MM. L. CHOPARD et E. SÉGUY, professeurs au Laboratoire d'entomologie du Muséum, J. BOURGOGNE, sous-directeur et P. VIETTE, j'ai pu travailler au Muséum national d'histoire naturelle de Paris dans une atmosphère sympathique et confiante.

J'ai pu consulter la plupart des travaux énumérés dans ma bibliographie grâce à l'aide de M. P. PESSON, directeur du Laboratoire de zoologie de l'Institut national agronomique et de M. J. D'AGUILAR, bibliothécaire de la Société entomologique de France. Je leur exprime toute ma reconnaissance.

Je tiens à remercier encore mes collègues du Laboratoire d'Évolution, notamment MM. R. IYENGAR et J. KUTTAMATHIATHU qui m'ont aidé à traduire la bibliographie anglaise énumérée ci-dessous, tandis que MM. E. BILIOTTI, directeur du Laboratoire d'entomologie de l'I.N.R.A. au Cap d'Antibes et L. PLATEAUX me fournissaient d'importants lots de chrysalides indispensables à la réalisation de mes élevages.

Enfin, les photographies des planches ci-jointes ont pu être réalisées grâce à l'aide précieuse de M. J. DRAGESCO et H. DE SAINT-GIRONS.

*
* *

Le présent travail comprend deux parties : dans la première partie, j'exposerai les techniques qui m'ont permis d'élever des Ichneumonides au laboratoire, puis divers aspects de leur biologie.

La seconde partie est consacrée au déterminisme du sexe chez les *Pimplinae*, problème auquel je me suis particulièrement intéressé.

Je me suis efforcé de poser des problèmes nouveaux le plus loin possible dans l'inconnu, de sorte que les recherches entreprises consistent en un « débroussaillage » des questions abordées. Je n'ai la prétention de résoudre aucun problème définitivement.

Par contre, il était indispensable de faire une mise au point des connaissances acquises, avec révision approfondie de la bibliographie. Cette révision, une fois effectuée, je me suis efforcé de comparer les observations faites chez les Ichneumonides *Pimplinae* avec celles qui ont été publiées par d'autres auteurs.

PREMIÈRE PARTIE

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET ANATOMIQUES

I. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. Techniques d'élevage

A. ÉLEVAGE DES HÔTES.

Pour pouvoir multiplier les Pimplines, objets des présentes recherches, il fallait naturellement trouver des hôtes favorables et susceptibles d'être élevés en grand nombre au laboratoire : des élevages du Coléoptère *Tenebrio molitor* L. et du Lépidoptère *Ephestia kühniella* z. ont d'emblée permis d'obtenir les résultats escomptés. Les Pimplines de petite taille furent élevées aux dépens du Lépidoptère, et les parasites de taille moyenne aux dépens du Coléoptère. Les *Pimpla* F. et les *Apechthis* FÖRST. les plus grandes n'évoluent favorablement que dans des chrysalides de Lépidoptères plus volumineuses, de *Pieris brassicae* L. ou de Vanesses par exemple.

J'ai élevé les *Tenebrio* dans des pots de terre contenant de la farine mêlée de son, à laquelle j'ajoutais de temps à autre quelques morceaux de pain sec et des carottes. En outre, je déposais sur ces aliments une couche de coton hydrophile dans lequel les larves pénétraient et se dispersaient. Une toile fermait le pot d'où je retirais les nymphes une ou deux fois par semaine. J'ai observé que les nymphes de *Tenebrio* peuvent être parasitées avec le plus de chances de succès à partir de leur formation jusqu'au moment où les yeux commencent de se pigmenter. Plus âgées, elles sont souvent réfractaires au parasitisme : elles se dessèchent ou donnent des Coléoptères plus ou moins normaux suivant le traitement qu'elles ont subi de la part des parasites.

Les nymphes ainsi sélectionnées étaient ensuite déposées dans des boîtes de Pétri, et placées durant une journée environ à 11 °C, puis introduites dans un réfrigérateur maintenu à 4 °C; je les en retirais au bout de plusieurs semaines, voire de plusieurs mois, pour les présenter aux parasites. La température de 11 °C par contre, ne ralentit pas suffisamment le développement des hôtes (*Ephestia* et *Tenebrio*). Les résultats obtenus à la température de 4 °C ont été si favorables, que je n'ai pas cherché à utiliser d'autres techniques pour la conservation de mes insectes (la résistance au froid des Pimplines et de leurs hôtes sera étudiée plus en détail dans le chapitre 3).

De la farine traitée de la même manière fut utilisée pour nourrir les chenilles d'*Ephestia kühniella* z. : j'étais une couche de farine épaisse d'un demi-centimètre à peine, au fond de cristallisoirs ayant le plus grand diamètre possible; puis je couvrais le cristallisoir d'une toile épaisse après y avoir introduit un grand nombre de papillons. Quelques semaines après, d'innombrables chenilles vivaient dans la farine. Aucune n'était visible en surface, mais toutes cherchaient à s'enfoncer, et se plaçaient côte à côte au fond du cristallisoir. Il suffisait de soulever celui-ci et je voyais par transparence quel stade les chenilles avaient atteint. Celles-ci étaient si nombreuses et la couche de farine si mince, que presque toutes les chrysalides se formaient dans des cocons situés l'un à côté de l'autre au fond du cristallisoir. Les chrysalides n'étaient recouvertes d'une épaisse couche de soie que vers le haut, et demeuraient parfaitement visibles à travers le fond du cristallisoir. Cette technique me permettait de retirer facilement les chrysalides de leur cocon, dès leur formation, sans devoir trier inutilement une masse considérable de farine.

Plus j'introduisais de papillons dans un cristallisoir, et plus les chenilles apparaissaient nombreuses, plus les chrysalides étaient serrées les unes contre les autres, et plus elles étaient petites. Ces chrysalides de très petite taille étaient indispensables pour plusieurs expériences qui seront exposées dans la deuxième partie (déterminisme du sexe chez les *Pimplinae*).

Comme pour les nymphes de *Tenebrio*, je ralentissais le développement des chrysalides d'*Ephestia* par conservation dans un réfrigérateur maintenu à 4 °C.

Des élevages de chenilles appartenant à d'autres espèces de Lépidoptères phytophages ont également été effectués dans de grandes cages construites avec des plaques de verre fixées l'une à l'autre, à l'intérieur et à l'extérieur, à l'aide de bandes de papier collant transparent genre « scotch ». L'un des grands côtés de ces cages était fermé uniquement d'une toile à bluter permettant l'aération. Un manchon qu'il était facile de fermer avec une ficelle avait été aménagé au milieu de cette toile et permettait d'accéder à l'intérieur. Les chenilles placées

dans une telle cage, avaient à leur disposition des branches avec leur feuillage et dont les tiges étaient introduites dans des bouteilles remplies d'eau.

B. ÉLEVAGE DES PARASITES.

Les Pimplines étudiées au Laboratoire d'Évolution sont des parasites de nymphes ou de chrysalides : *Pimpla instigator* F., *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), *P. contemplator* MÜLL. (= *turionellae* auct. nec L.), *P. flavicoris* THS., *P. spuria* GRAV., *Apechthis compunctor* L. (= *brassicariae* PODA.), *A. resinator* THNBG. (= *quadridentata* THS.), *Itopectis alternans* GRAV., *I. europeator* AUB. et *I. maculator* F.

Toutes ces espèces ont été capturées dans le bois de Vincennes, à l'exception de l'*Itopectis europeator* AUB. qui est répandue sur toute la côte méditerranéenne française (AUBERT 1958 et 1959).

J'ai effectué mes élevages de parasites dans des tubes de verre de taille relativement exiguë, où les adultes évoluaient, s'accouplaient et pondaient généralement sans difficulté. Les nymphes et les chrysalides parasitées étaient étiquetées et isolées chacune dans un tube de 9 × 1,2 cm fermé d'un bouchon de coton. Tous ces tubes de faible diamètre étaient disposés dans l'ordre suivant lequel les chrysalides avaient été parasitées.

Chaque jour, des éclosions de parasites imago avaient lieu dans ces petits tubes. Je retirais aussitôt les insectes et les introduisais dans des tubes plus grands, de 8 × 2 cm. Ces derniers étaient remplacés au milieu des plus petits lorsqu'ils contenaient des mâles. Mais cette fois-ci, je les disposais à l'envers, le bouchon de coton dirigé dans le sens opposé. Ainsi, je reconnaissais facilement (à leur diamètre plus grand et à leur orientation) ceux des tubes qui contenaient des parasites éclos, et je pouvais les nourrir chaque soir sans perte de temps. Je retirais le coton (en dirigeant le fond du tube vers la lumière qui attire l'insecte), le trempais dans du miel dissous dans de l'eau puis le remettais en place.

Quant aux femelles de Pimplines fraîchement écloses, je les introduisais également dans un tube plus grand, et les mettais en présence de mâles. En général, l'accouplement se produisait aussitôt. Les femelles qui s'étaient accouplées étaient numérotées, placées un jour à 11 °C, puis introduites comme les chrysalides dans un réfrigérateur maintenu à 4 °C. Elles y séjournaient, engourdies, durant plusieurs semaines, voire de nombreux mois, jusqu'au jour où je les retirais pour les faire pondre ! (voir aussi le chapitre 3).

Les *Pimplinae* les plus grandes (*P. instigator* F., *Apechthis compunctor* L. notamment), peuvent être élevées avec la même facilité que les petites espèces; je les plaçais simplement dans des tubes plus grands (10 × 2,5 cm).

Ces techniques m'ont permis d'entretenir des élevages en toutes saisons, et d'éviter en automne les inconvénients de la diapause (*voir* chapitre 4).

II. — MODE DE VIE DES ADULTES

2. Fréquence et répartition des Pimplines dans le bois de Vincennes

Au printemps 1953, la température élevée favorisa la pullulation dans le bois de Vincennes, d'un grand nombre d'insectes. J'ai alors constaté une protandrie très nette chez les Ichneumonides *Pimplinae* : en effet, de nombreux mâles d'*Itoplectis* FÖRST. volaient en avril 1953 quelque dix jours avant que les femelles n'apparaissent. Celles-ci devinrent communes seulement durant la dernière semaine du mois.

Cette protandrie printanière pourrait s'expliquer de la manière suivante : le développement des mâles est toujours plus rapide que celui des femelles ; si les deux sexes hibernent dans la nature au même stade larvaire, il en résulte nécessairement que les mâles dont le développement est plus rapide apparaîtront au printemps avant les femelles. Ces observations permettent de supposer aussi que les individus n'ayant pas atteint, ou ayant dépassé le stade le plus propice à l'hivernage, sont pratiquement éliminés dans la nature. Je ne vois pas d'autre explication à la protandrie printanière des *Pimplinae*. Plusieurs auteurs ont précisément démontré que l'hivernation a lieu au stade de larve mature chez la plupart des Hyménoptères parasites (FAURE 1926, JACKSON 1937, MOURS 1946, etc.).

Exceptionnellement, j'ai aussi capturé quelques femelles précoces au début du printemps. On ne peut savoir s'il s'agit d'individus ayant hiberné à l'état adulte, ou d'insectes ayant évolué plus rapidement dans un endroit bien exposé où le microclimat était particulièrement favorable. La première possibilité expliquerait peut-être que ces femelles « précoces », élevées au laboratoire, étaient souvent presque stériles et ne donnaient qu'un nombre limité de descendants (?).

En 1953, les *Pimpla contemplator* MULL. (= *turionellae* auct.) ne sont apparues qu'en mai, plusieurs semaines après les *Itoplectis* FÖRST.

Le 30 avril de la même année, j'ai capturé une unique femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) à partir de laquelle j'obtins des milliers de descendants au cours des années qui suivirent.

Durant l'été, de juin à août, l'aspect de la faune est profondément modifié : les *Itoplectis* deviennent rares au moment où les chrysalides

de *Tortrix viridana* L., leur hôte principal, commencent de disparaître. Par contre, les *Pimpla contemplator* MÜLL. pullulent durant tout l'été.

Aucune chrysalide de *Tortrix viridana* L. récoltée dans la nature ne m'a procuré de *Pimpla contemplator* MÜLL., mais toujours et en grand nombre des *Itopectis maculator* F. SCHMIEDEKNECHT (1905), CECCONI (1912), MORLEY (1933), etc. signalent le parasitisme de *I. maculator* F. aux dépens de *Tortrix viridana* L., mais aucun de ces auteurs n'inscrit *P. contemplator* MÜLL. dans la liste des parasites de ce Lépidoptère. Par contre, *P. contemplator* MÜLL. s'attaque à de nombreux autres Microlépidoptères. J'ignore cependant aux dépens de quels hôtes vivent les *P. contemplator* MÜLL. si fréquentes en été dans le bois de Vincennes. Quoi qu'il en soit, il est manifeste que l'*Itopectis maculator* F. et *Pimpla contemplator* MÜLL. ne s'attaquent pas aux mêmes insectes dans le bois de Vincennes où elles vivent (au moins au printemps) en marge l'une de l'autre (voir aussi chapitre 7).

En automne, dès la fin de septembre, on observe de nouvelles modifications dans l'aspect de la faune : les mâles deviennent introuvables. De plus, durant l'automne 1953, les femelles de *P. contemplator* MÜLL. disparurent avant les *Itopectis* que j'observai isolément, assez tard en octobre.

Durant les années 1954-1956, les conditions atmosphériques furent très différentes de celles de 1953. Les printemps froids et pluvieux de ces années furent manifestement défavorables aux Ichneumonides *Pimplinae* : en 1955 notamment, ces parasites apparurent tardivement et en petit nombre. Par contre, les *Tortrix viridana* L. poursuivirent leur développement sous la pluie, sans paraître sensiblement affectées. Il en résulta que les *Tortrix* se métamorphosèrent avant que les *Itopectis* (leurs ennemis les plus dangereux) aient eu l'occasion de les attaquer en nombre. Parmi les chrysalides récoltées *in natura*, une sur 8 ou 10 était parasitée par l'*Itopectis maculator* F., tandis que le taux de parasitisme atteignait près de 50 % en 1953.

Depuis l'automne 1954, j'ai récolté assez souvent des femelles d'*Apechthis resinator* THNBG. (= *4-dentata* THS.), espèce que je n'avais jamais capturée dans le Bois de Vincennes durant toute l'année 1953. Par contre, je n'ai presque plus observé de mâles d'*Itopectis* en 1954-1956 alors qu'ils pullulaient en 1953. Les mâles existaient cependant dans le bois, car les femelles étaient normalement fécondées.

Enfin, je n'ai plus observé en 1954-1956 de décalage dans les périodes de vol des *Itopectis* et de *Pimpla contemplator* MÜLL. Ces parasites apparurent presque simultanément au printemps (avec protandrie) et je capturai de rares femelles d'*Itopectis* et de nombreuses *P. contemplator* MÜLL. jusqu'à la fin d'octobre 1956. A cette époque,

les *P. contemplator* MÜLL. étaient visiblement rassemblées en grand nombre en des endroits ensoleillés très restreints où elles volaient lentement au ras du sol. J'ai également observé des mâles assez tardifs sur ces taches de soleil; ils disparurent cependant avant les femelles.

Il résulte de toutes ces observations que : la fréquence annuelle des *Pimplinae* et leur répartition microclimatique sont très variables dans la nature. Les différences constatées dans la fréquence de ces parasites sont dues à de nombreux facteurs dont la complexité est évidente : certains de ces facteurs agissent directement sur les parasites (microclimat, etc.) tandis que d'autres agissent indirectement, par exemple en favorisant les hôtes aux dépens des parasites (ou inversement).

3. Hivernage, survie à basse température, effets d'un froid prolongé

A. LES HÔTES.

Dans le chapitre 1, j'ai signalé que les chrysalides utilisées comme hôtes peuvent être conservées au réfrigérateur à 4 °C durant fort longtemps avant d'être parasitées. Cependant, toutes les chrysalides ne résistent pas de la même manière à un tel traitement. Comme on pouvait le prévoir, ce sont les chrysalides qui hibernent normalement dans la nature, qui supportent aussi le plus long séjour au réfrigérateur : *Pieris brassicae* L., *Eudia pavonia* L., etc. survivent plus d'une année. Les chrysalides d'*Ephestia*, et les nymphes de *Tenebrio* par contre, ne résistent guère plus de trois mois.

B. LES PARASITES.

Hivernage. — L'hivernage de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) à l'état adulte sous les écorces, a été signalé en 1924 déjà, par SEYRIG. En 1937, JACKSON a également fait hiberner à la température naturelle des femelles de la même espèce. J'ai à mon tour vérifié l'observation de ces deux auteurs en laissant hiberner à la température naturelle, sans abri particulier, des femelles de *P. turionellae* L. et d'*Itoplectis* FÖRST. enfermées dans des tubes. Par contre, aucun mâle de mes élevages ne survécut à ce traitement.

Je rappelle cependant, que dans la nature, les *Pimplinae* hibernent le plus souvent à l'état de larves matures comme la plupart des Hyménoptères parasites.

Survie à basse température. Étant donné que les *Pimplines* peuvent hiberner à la température naturelle, il n'est pas étonnant qu'elles puissent supporter un très long séjour au réfrigérateur. Souvent, dès leur éclosion, je plaçais brusquement les femelles de mes élevages à 11 °C, puis, le lendemain, à 4 °C, sans qu'elles paraissent

être incommodées. De même, elles recommençaient souvent de pondre dès leur sortie du réfrigérateur. Leur résistance à un brusque refroidissement, puis au réchauffement, est un phénomène indépendant de la diapause dont nous parlerons dans le chapitre suivant.

De même que l'hibernation naturelle peut assurer aux insectes une survie parfois considérable, de même, le séjour au réfrigérateur augmente souvent la longévité des femelles de *Pimplines* au point de la multiplier par 6 : celle-ci passe en effet, de 4 mois à 2 ans chez *P. turionellae* L. (chiffres maximum observés, voir chapitre 6).

Les exemples suivants mettent bien en évidence l'étonnante survie des femelles de *Pimplines* conservées à basse température.

La femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), n° 73, fut fécondée par 3 mâles le 31 août 1953, puis séjourna à 4 °C jusqu'au 20 novembre. Je la sortis alors du réfrigérateur et elle pondit quelques œufs. Toutefois la ponte cessa à partir du 30 novembre (à ce moment, il y eut donc une diapause dans ce cas particulier), puis elle hiberna à la température naturelle, recommença de pondre le 30 avril 1954, et donna près de 40 descendants femelles et 105 mâles avant de mourir le 2 août 1954, une année après son éclosion (voir tableau 11).

Une autre femelle de la même espèce (n° 199) sortit d'une chrysalide le 25 mars 1954. Le jour même, elle s'accoupla deux fois, puis elle séjourna au réfrigérateur, à 4 °C, jusqu'au 17 novembre, soit près de 8 mois ! Elle pondit ensuite régulièrement à la température du laboratoire jusqu'à la fin de janvier 1955, produisant 38 descendants mâles et femelles (signalons toutefois, que les descendants de ce dernier élevage étaient délicats ou stériles et eurent une vie relativement brève).

Les petites espèces, telles que *Pimpla contemplator* MÜLL., *P. spuria* GRAV. ou les *Itopectis* FÖRST. résistent moins longtemps que *P. turionellae* L. aux rigueurs d'un séjour prolongé au réfrigérateur. A la température normale, nous verrons que la longévité moyenne de ces petites espèces est également plus faible (chapitre 6) : une femelle de *P. spuria* GRAV. éclos le 28 juillet 1954, puis maintenue à 4 °C jusqu'au 15 novembre, vécut ensuite à la température du laboratoire jusqu'au 19 mars 1955.

Les mâles, qui ne supportent pas l'hivernage à la température naturelle, résistent moins longtemps que les femelles à un séjour prolongé à basse température. La survie maximum, que j'ai observée au réfrigérateur, fut celle de 2 mâles de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) éclos respectivement le 1^{er} juillet et le 9 juillet 1953, et qui furent placés à 4 °C le jour même de leur éclosion après avoir été nourris. Ils étaient encore parfaitement vivants lorsque je les retirai du réfrigérateur près de 4 mois et demi plus tard, le 13 octobre 1953. Ils moururent respectivement le 13 novembre et le 6 novembre 1953, après avoir vécu 136 et 121 jours.

A tous leurs stades, les Pimplines sont capables de supporter un séjour limité au réfrigérateur : en effet, chaque été, lorsque je m'absente, je place tous mes tubes d'élevage dans une chambre froide, à 11 °C; puis je les introduis le lendemain dans un réfrigérateur maintenu à 4 °C. Un mois plus tard, les élevages en question sont replacés à la température de 20 °C environ. Quelques jours après, les éclosions de parasites reprennent et se succèdent régulièrement. Cette observation est valable même pour l'espèce plutôt méridionale qu'est *Pimpla spuria* GRAV. (femelles n^{os} 148 et 150 de mes élevages). Les seules pertes enregistrées affectent les nymphes et les imago prêts à éclore au moment de leur introduction dans le réfrigérateur. Ces derniers meurent sans doute de faim plutôt que de froid.

En 1911, DOTEN recourut aussi à la technique du réfrigérateur pour conserver des femelles de *Microbracon juglandis* ASHM. élevées aux dépens d'*Ephestia kühniella* z. Les parasites en question résistèrent 4 mois à ce traitement, et survécurent ensuite 2 mois et demi à la température ordinaire (voir également ci-dessous les travaux de MOURSI).

Survie des spermatozoïdes. — J'ai déjà signalé que les mâles de Pimplines supportent mal un séjour trop prolongé à basse température, et qu'ils meurent rapidement dans de telles conditions. Les spermatozoïdes par contre, sont capables de résister aux basses températures lorsqu'ils sont emmagasinés dans le réceptacle séminal de la femelle : les exemples énumérés ci-dessus (cas des femelles de *P. turionellae* L., n^{os} 73 et 199) le mettent en évidence : en effet, malgré le séjour de quelque 8 mois qu'elle subit à la température de 4 °C, la femelle n^o 199 produisit ultérieurement un certain nombre de descendants femelles, qui, nous le verrons dans les chapitres 9, 12 et suivants, sont issus d'œufs diploïdes, fécondés par des spermatozoïdes au moment de la ponte. On doit donc supposer que les spermatozoïdes, emmagasinés par la femelle de *P. turionellae* L. n^o 199, avaient survécu à un séjour de 8 mois, à la température de 4 °C.

Conséquences d'un séjour trop prolongé à basse température. Dans plusieurs publications intéressantes, MOURSI (1943, 1946) a mis en évidence les effets néfastes d'un long séjour à basse température sur le comportement et sur les organes reproducteurs mâles et femelles du Chalcidien *Mormoniella vitripennis* WLK. Il a notamment démontré que, non seulement les spermatozoïdes, mais également les tissus des testicules ou le comportement de la femelle peuvent être affectés par un séjour prolongé à basse température.

Des résultats analogues ont également été obtenus par HANNA en 1935, chez l'*Euchalcidia caryobori* HANNA.

Je n'ai pas étudié ce problème suivant les mêmes techniques en ce qui concerne les Pimplines : de telles recherches seraient apparemment longues et compliquées en raison de la survie considérable

de ces parasites à basse température. Je me contenterai de noter les quelques observations suivantes qui montrent que les *Pimplinae* sont, comme les Chalcidiens, affectées de troubles divers, lorsque leur séjour à basse température est prolongé au-delà de certaines limites. Les spermatozoïdes, notamment, sont vraisemblablement tués ou lésés par un séjour trop prolongé au réfrigérateur, et les femelles stérilisées.

La femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), n° 213, issue le 12 octobre 1953 d'une chrysalide d'*Abraxas grossulariata* L., fut placée au réfrigérateur, à 4 °C, peu après son éclosion. Je la nourris périodiquement de miel dissous dans de l'eau à l'occasion de brefs séjours à 11 °C. Je la retirai enfin du réfrigérateur le 24 janvier 1955, pour la faire pondre dans des nymphes de *Tenebrio*. Après plus de 15 mois de vie ralentie, elle donna seulement naissance à quelques descendants, qui tous étaient du sexe mâle. Elle mourut le 19 février 1955, après 500 jours d'existence !

Une femelle de *P. contemplator* MÜLL., éclore d'une chrysalide d'*Euproctis phaeorrhaea* DON. le 22 juin 1953, s'accoupla le 18 juillet, puis fut placée au réfrigérateur à 2 °C jusqu'au 17 novembre. Mise en présence de chrysalides après ce séjour de 4 mois à basse température, elle se comporta exactement comme une femelle normale, et s'attaqua aux hôtes que je lui présentai. Toutefois, aucune chrysalide ne fut effectivement parasitée, et je n'obtins même pas une larve de la Pimpline en question. Les hôtes avaient pourtant subi des piqûres identiques à celles qui sont normalement accompagnées de pontes.

MOURSİ (1946) a observé qu'un séjour prolongé à basse température affecte l'accouplement des *Mormoniella*. Pareil phénomène ne peut être exclu d'emblée chez les Pimplines : j'ai dû introduire 35 fois des mâles auprès d'une femelle de *P. turionellae* L. qui avait séjourné durant plusieurs mois au réfrigérateur, avant d'obtenir un accouplement. Toutefois, même à la température ordinaire, l'accouplement est souvent entravé par de nombreux facteurs, et notamment lorsque les femelles n'ont pas rencontré de mâles aussitôt après leur éclosion (cf. chapitre 9). De plus, j'ai signalé le cas de 2 mâles de *P. turionellae* L. qui survécurent à un séjour de 4 mois au réfrigérateur. Or, l'un et l'autre s'accouplèrent aussitôt après que je les eus réintroduits dans le laboratoire chauffé.

4. Diapause

En automne, lorsque la température baisse, l'élevage des Pimplines se complique, car les femelles cessent souvent de pondre. De même, presque toutes les femelles capturées dans la nature à la fin de l'année, ne pondent pas au laboratoire : elles sont vraisemblablement en état de diapause. Une femelle sur 10 environ échappe à ce

phénomène. Parfois, elles déposent 2 ou 3 œufs puis cessent de pondre. Celles qui survivent à un séjour de quelques mois au réfrigérateur pondent ensuite normalement dans le laboratoire chauffé (*cf.* tableau 4).

Les femelles en état de diapause continuent de circuler dans les tubes d'élevage, et de se nourrir de solution de miel. Leur abdomen gonfle démesurément, et des dissections ont démontré qu'il s'y accumule des réserves adipeuses. Les ovaires sont inactifs et ne contiennent aucun œuf.

Durant l'hiver 1954-1955, j'ai tenté de rompre la diapause de nombreuses femelles de *P. turionellae* L. (= *craminator* F.) conservées depuis l'automne à 4 °C. Je fis séjourner plusieurs d'entre elles à 11 °C avant de les introduire dans le laboratoire chauffé à 20-25 °C. D'autres furent placées la nuit à 4 °C et le jour à 20-25 °C. Ces essais ne donnèrent aucun résultat. De même, les écarts de température importants et fréquemment renouvelés eurent pour seul résultat d'affaiblir les femelles. L'adjonction de polyvitamines « Hydrosol » dans le miel destiné à les nourrir, ne permit pas davantage de rompre la diapause.

On peut observer une intéressante modification du comportement chez les femelles en état de diapause : en effet, *les femelles qui ne pondent pas cessent également de se nourrir du sang de l'hôte* (*cf.* chapitre 5). La ponte et la nutrition aux dépens des chrysalides sont donc des phénomènes étroitement associés.

J'ai isolé des femelles en état de diapause dans des tubes où elles avaient pour toute nourriture des nymphes de *Tenebrio*. Elles n'y touchèrent pas et se laissèrent mourir de faim. Même des nymphes coupées en deux dans le sens de la longueur n'attirent plus les Pimplines en état de diapause. Tout se passe comme si l'odeur de l'hôte, non seulement n'exerçait plus sur elles d'action attractive, mais plutôt une action répulsive. Inversement, toute femelle qui perfore une chrysalide et cherche à en absorber le contenu quelques jours après son éclosion ou sa sortie du réfrigérateur, annonce ainsi indubitablement qu'elle va commencer de pondre.

On peut conclure de ces observations, que l'hôte n'est réactogène que pendant la phase reproductrice du parasite, phénomène très caractéristique du comportement de l'insecte pour qui la signification d'un objet est une fonction de sa physiologie.

La diapause peut affecter non seulement les adultes, mais également les larves âgées, comme nous le verrons dans un travail ultérieur.

Malgré ces difficultés, j'ai toujours eu des élevages de *Pimplinae* durant tout l'hiver, une partie des femelles (conservées à température élevée, ou sorties du réfrigérateur après la période critique) ayant chaque année échappé à la diapause.

En résumé, nous voyons que la diapause n'est pas un phénomène obligatoire chez les *Ichneumonidae Pimplinae*; il est possible de parer à cet inconvénient dans les élevages effectués au laboratoire.

5. Nutrition

Comme DOTEN (1911), j'ai nourri les Pimplines de mes élevages avec du miel dissous dans de l'eau. Cet aliment est plus complet que l'eau sucrée, et assure une plus grande longévité aux parasites (*cf.* le chapitre suivant).

Même lorsqu'elles disposent d'un tel aliment en quantité suffisante, les femelles s'attaquent cependant aux chrysalides dont elles aspirent le contenu. Dans mes élevages, j'abandonnais de temps en temps une chrysalide aux attaques des parasites pour que ces derniers aient une nourriture complète et naturelle. Les femelles sucent même les chrysalides dans lesquelles elles viennent de pondre. Après les avoir perforées, elles font tourner leur corps dans un plan horizontal, de sorte que la tarière implantée dilacère les tissus (*fig. 1*). Puis la femelle absorbe par succion les humeurs de l'hôte, l'organe étant ou non retiré

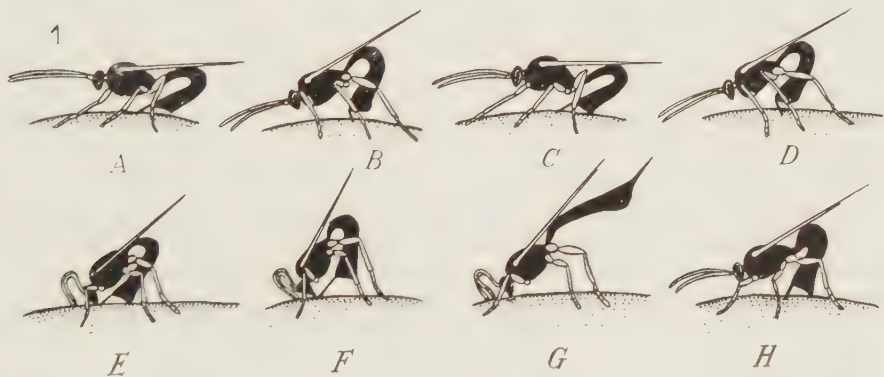


FIG. 1 : A à D, va-et-vient d'une femelle de *Pimplinae* dilacérant une chrysalide avec sa tarière; E à G, elle en aspire le contenu; H, elle pond à l'intérieur. Seule la tarière proprement dite est représentée : la gaine de la tarière (constituée de deux valves) qui ne pénètre pas dans l'hôte mais reste rabattue à l'extérieur, n'est pas figurée ici.

du corps de la victime. Chaque fois que la tarière est retirée de l'hôte, elle est ensuite réintroduite *dans le même trou*, et les mouvements de rotation bien connus reprennent. Lorsqu'une femelle perfore une chrysalide, elle ne dépose pas nécessairement un œuf à l'intérieur (pour plus de détails, voir chapitre 10).

En 1953, lorsque les *Itopectis maculator* F. pullulaient dans le bois de Vincennes, j'ai vu des femelles de ce parasite détruire *in natura* des chrysalides de *Tortrix viridana* L. suivant le même procédé.

J'ai également vu des femelles d'*Itopectis maculator* F. absorber le contenu d'une chrysalide par un véritable « tube de succion » tel qu'en construisent de nombreux Microhyménoptères. La nourriture à l'aide d'un tube de succion fut découverte par LICHTENSTEIN en 1921, puis réobservée par TROUVELOT (1921), VOUKASSOVITCH (1924), FAURE (1924), FULTON (1933), etc. Dans le cas des *Itopectis* FÖRST., je ne suis pas en mesure de préciser si le tube de succion occasionnel est formé par des sécrétions glandulaires du parasite, ou par les humeurs qui s'écoulent du corps de l'hôte.

En 1911 déjà, DOTEN concluait de ses observations, que *la prise de nourriture aux dépens de l'hôte est une réaction secondaire à l'impulsion de la ponte*. C'était aussi l'avis de LICHTENSTEIN en 1921; de même, en 1926, il apparaissait à FAURE que *la ponte est l'origine adaptative de la tarière et que la nutrition n'en dérive que secondairement*. On concevrait mal qu'à partir d'un acte aux modalités si variées, comme la nutrition, on arrive à un comportement présentant autant d'analogie chez un aussi grand nombre d'insectes, comme la ponte.

Je rappelle (cf. chapitre précédent), que les femelles en état de diapause, et d'une manière générale celles qui ne pondent pas, ne se nourrissent plus aux dépens de l'hôte, mais absorbent exclusivement des solutions de miel ou d'autres liquides sucrés. En outre, lorsqu'on présente une chrysalide à une femelle qui n'a pondu ni mangé depuis la veille, son premier réflexe est de pondre les œufs mûrs qu'elle porte dans son abdomen. Le comportement de la nutrition apparaît en général seulement après la première ponte ou même après que 3 ou 4 œufs ont été pondus. La corrélation observée entre la ponte et la prise de nourriture aux dépens de l'hôte suggère donc que l'alimentation proténique doit être en étroite liaison avec le fonctionnement des ovaires.

6. Longévité

DOTEN réussit à maintenir en vie 4 mois et 10 jours une femelle de *Pimpla* sp. issue de *Enarmonia (Laspeyresia) pomonella* L. et 2 mois 15 jours un mâle de la même espèce. Cette longévité assez considérable n'est nullement un record pour les Hyménoptères parasites, puisque le même auteur conserva, vivants, des *Tetrastichus* sp. durant 6 mois.

Chez les Pimplines de mes élevages, la plus grande longévité observée dans les conditions naturelles durant la belle saison, fut celle d'une femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) qui vécut 125 jours. Ce chiffre correspond à peu près à celui indiqué par DOTEN

et relevé ci-dessus. Pour les mâles, certains chiffres que je vais énumérer dépassent sensiblement l'indication de DOTEN.

Hormis ces maxima, les chiffres relevés à l'occasion des élevages poursuivis au laboratoire, montrent que la longévité des Pimplines est extrêmement variable. Elle dépend de nombreux facteurs dont quelques-uns seront mentionnés ci-dessous. La grande majorité des individus vivent de 8 à 30 jours au laboratoire, à la température moyenne de 20-22 °C. Un faible pourcentage atteint encore l'âge de 55 jours, âge dépassé par quelques rares exemplaires. La liste suivante met en évidence les chiffres maxima de longévité que j'ai pu observer à la température du laboratoire.

Pimpla turionellae L., femelles : 125 jours; mâles : 109 jours.

Pimpla instigator F., femelles : 70 jours; mâles : 50 jours.

Pimpla spuria GRAV., femelles : 62 jours.

Pimpla contemplator MÜLL., femelles : 66 jours; mâles : 47 jours.

Apechthis compuncator L., femelles : 85 jours; mâles : 72 jours.

Itopectis maculator F., femelles : 97 jours; mâles : 62 jours.

Itopectis alternans GRAV., femelles : 82 jours; mâles : 54 jours.

Itopectis europeator AUB. femelles : 78 jours; mâles : 53 jours.

La plupart des femelles obtenues d'élevage séjournèrent plus ou moins longtemps au réfrigérateur, et leur longévité n'a évidemment pas été relevée dans la liste qui précède. Je rappelle (*cf.* chapitre 3), qu'un séjour au réfrigérateur peut prolonger leur vie de 6 fois sa durée, et que des femelles de *P. turionellae* L. ont survécu deux ans environ à la température de 2 °C.

Presque tous les mâles de mes élevages, par contre, vécurent à la température du laboratoire. Et pourtant, parmi les chiffres relevés dans la liste qui précède, nous obtenons des chiffres supérieurs pour les femelles : ces dernières atteignent donc une longévité moyenne et maximum supérieure à celle des mâles, phénomène commun à la plupart des insectes.

La longévité de *P. turionellae* L. semble dépasser celle des autres espèces. Toutefois, la longévité dépend entre autres facteurs, de la nourriture absorbée par le parasite à l'état larvaire. Trois sur quatre des chiffres maxima notés pour les femelles de *P. turionellae* L., sont ceux de femelles issues de chrysalides de *Pieris brassicae* L.

Inversement, la plupart des mâles d'*Apechthis compuncator* L., ayant vécu dans des nymphes de *Tenebrio*, avaient une vie imaginaire très courte. Les chiffres relevés ci-dessus indiquent la longévité de femelles et de mâles d'*A. compuncator* L. issus de chrysalides de *Pieris brassicae* L. et de *Papilio machaon* L. Aucun des 100 mâles obtenus de nymphes de *Tenebrio molitor* L. n'a atteint l'âge de 60 jours, longévité dépassée par plusieurs mâles sortis des chrysalides énumérées ci-dessus.

La longévité dépend aussi de la qualité de la nourriture absorbée

par l'adulte; DOTEN a démontré notamment, que le miel est un aliment favorable, susceptible d'assurer aux Hyménoptères parasites, une vie maximum. Si PICARD (1922) n'a pu conserver ses *Pimpla instigator* F. vivantes plus de « 18 à 26 jours », c'est sans doute parce qu'il les nourrissait d'eau sucrée et non de miel.

DOTEN (1911) signale que les femelles de *Pteromalus puparum* L. vivent plus longtemps lorsqu'elles n'ont pas eu l'occasion de pondre. Le même auteur dit que « l'effet de la copulation sur la longévité n'apparaît pas clairement chez *Tetrastichus* sp. », et que les *Mera-porus*, avec ou sans copulation, vivent trois mois ou plus.

En 1923-1924, VOUKASSOVITCH affirme que l'accouplement a une grande influence sur la durée de vie des mâles d'*Angitia fenestralis* HOLM. Toutefois, le nombre de mâles étudiés par ce dernier auteur me paraît trop insuffisant pour que ses conclusions puissent être admises sans réserve.

Chez les Pimplines, la longévité est si variable, et dépend de si nombreux facteurs, que nous ne pouvons savoir si les conditions énumérées ci-dessus ont quelque incidence sur la durée de vie chez ces parasites.

Enfin, j'ai remarqué que la longévité diminue dans les vieux élevages poursuivis au laboratoire depuis des mois ou des années.

III. — LES HÔTES

7. Conditions requises pour que l'hôte puisse être parasité

Quelque nombreuses que soient dans la nature les possibilités de parasitisme assurées aux *Pimplinae*, ces insectes n'en sont pas moins limités dans leur reproduction par plusieurs facteurs que nous allons étudier :

A. STADE DE L'HÔTE PARASITÉ.

Toutes les *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itoplectis* FÖRST. que j'ai élevées s'attaquent habituellement au stade nymphal de leurs hôtes (chrysalides, nymphes ou pupes), souvent avec un pourcentage de réussites atteignant près de 100 % au laboratoire. Toutefois, lorsque les chrysalides sont trop « avancées », le parasite ne peut pas toujours s'y développer : de telles chrysalides ou nymphes donnent alors un Papillon ou un Coléoptère plus ou moins anormal.

Des exceptions à cette règle peuvent néanmoins être observées : des nymphes de *Tenebrio* parasitées tardivement évoluent parfois

jusqu'à atteindre la phase précédant immédiatement la dernière mue. Déjà le thorax et les élytres sont pigmentés, et les pattes se libèrent. Cependant, la nymphe ne parvient pas à dépasser ce stade : une *Pimpla* F. ou une *Itoplectis* FÖRST. sort bientôt du corps desséché de cette nymphe avancée. De même, lorsqu'on dissèque des chrysalides d'*Ephestia* ou d'autres Lépidoptères parasitées tardivement, on peut y trouver les restes d'un papillon presque complètement développé (notamment des ailes déjà pourvues d'écailles). Mieux encore, le 22 novembre 1954, un *Tenebrio* adulte se forma à partir d'une nymphe piquée par une femelle de *P. turionellae* L. : le *Tenebrio* semblait normalement constitué, mais paraissait très faible. Il mourut quelques jours après, et je crus bon de le disséquer : je découvris dans l'abdomen de cet insecte, une larve de *P. turionellae* L. ayant la tête engagée dans le thorax du Coléoptère. Je refermai aussitôt l'abdomen pour voir si cette larve poursuivrait son développement jusqu'à donner un adulte... Le 8 mars, un mâle de *P. turionellae* L. sortit du *Tenebrio* adulte par une ouverture pratiquée à l'extrémité de l'abdomen ! La larve de *Pimpla* F. s'était donc retournée de 180 degrés après que j'eus refermé l'abdomen du *Tenebrio*. Elle avait achevé son développement dans l'hôte adulte. Je n'ai jamais observé d'autres cas semblables.

Maints auteurs ont signalé des cas de parasitisme de *Pimplinae* aux dépens de larves : MARCHAL (1911) dit notamment que *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) et *I. alternans* GRAV. vivent parfois dans de grosses chenilles comme celles de *Pieris* SCHRK. En 1913, MOKRZECKI dit aussi avoir vu des femelles de *P. turionellae* L. pondre leurs œufs dans des chenilles d'Hyponomeutes. La même observation a été faite en 1922 par FAHRINGER qui affirme aussi avoir obtenu 2 mâles de *P. turionellae* L. à partir de chenilles de *Nymphalis* (*Vanessa* auct.) *polychloros* L. En 1922 également, PICARD assure que l'*I. alternans* GRAV. termine sa métamorphose dans la peau distendue de la chenille de *Pieris brassicae* L. Il ajoute que ce parasite se développe non dans la chenille, mais dans la chrysalide d'hiver de *Clysia ambiguella*. Hb.

En 1923, VOUKASSOVITCH signale que *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) attaque ses hôtes Microlépidoptères *Hyponomeuta malinellus* Z. et *Sparganotis pilleriana* SCHIFF. aussi bien à l'état de chrysalide qu'à l'état de chenille ce qui est assez rare. Il ajoute que les femelles de l'*Itoplectis maculator* F. attaquent les chenilles ou les chrysalides (du même Hyponomeute), mais que les larves se sont développées seulement dans les chenilles, en terminant leur développement après la chrysalidation de leurs hôtes... Le même auteur (1923-1924) a vu une larve d'*Itoplectis alternans* GRAV. sortir d'une chenille d'*Oenophthira pilleriana* SCHIFF. Il ajoute que *P. turionellae* L. et *I. maculator* F. peuvent se développer dans les chenilles ou les chrysalides de ce même Lépidoptère. Enfin, en 1925, FAURE dit avoir obtenu un mâle d'*I. maculator* F. à partir d'une chenille de *Sophronia humerella*

SCHIFF. Il obtint aussi (1924) la ponte de *P. instigator* F. dans des chenilles de Noctuelles et dans des papillons adultes, mais les œufs en question ne se sont pas développés (voir chapitre 10).

J'ai moi-même tenté de parasiter des larves âgées de *Tenebrio* enfermées dans des papillottes de papier. Ces larves furent piquées par plusieurs espèces de Pimplines, mais sans succès. Les larves de *Tenebrio* poursuivirent leur développement sans paraître affectées.

Les cas de parasitisme aux dépens de larves qui viennent d'être énumérés semblent être exceptionnels ou limités à certaines espèces d'hôtes. En effet, les auteurs unanimes considèrent les *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itopectis* FÖRST. comme étant des parasites qui s'attaquent essentiellement aux chrysalides de Lépidoptères.

B. HÔTES DE TRÈS GRANDE TAILLE.

Il ne m'a pas été possible d'élever des Pimplines dans certaines chrysalides dont la taille était très supérieure à celle du parasite. Aucune *Itopectis* FÖRST. ne s'est jamais développée dans les chrysalides de *Pieris brassicae* L. et de *Vanessa atalanta* L. piquées dans mes élevages.

De même, je n'ai jamais obtenu aucune *P. turionellae* L. ou *Apechthis* spp. à partir de chrysalides de *Sphingidae*. Une quinzaine de celles-ci, appartenant aux espèces *Sphinx ligustri* L., *Hyloicus pinastri* L., *Laothoe populi* L., *Celerio* (*Deilephila* auct.) *euphorbiae* L. et *Deilephila elpenor* L. m'avaient été aimablement fournies par mon collègue et ami M. PLATEAUX. Toutes ces chrysalides furent attaquées sans succès par mes *Pimplinae*: une chrysalide de *Sphinx ligustri* L. notamment, fut piquée par la femelle d'*A. compunctor* L. n° 66 le 24 décembre 1953. La chrysalide survécut si bien que je l'offris à une seconde femelle d'*A. compunctor* L. le 22 février 1954. Je n'obtins pas davantage de résultat, et je présentai à nouveau cette chrysalide le 17 mars à une troisième femelle. Ce fut en vain. Le 8 octobre 1954, l'insecte toujours en vie faisait mouvoir les segments de son abdomen. Je l'offris alors à une femelle de *P. instigator* F. qui la piqua à son tour sans plus de succès...

Ces chrysalides de très grande taille semblent parfois protégées contre les attaques des *Pimplinae* en raison de leur cuticule si épaisse que la tarière du parasite ne parvient pas à la perforer. Tel n'est cependant pas le cas des chrysalides de *D. elpenor* L. Plusieurs de celles-ci furent indubitablement percées par les parasites, au point que les endroits blessés étaient marqués, quelque temps après, d'une tache noire bien visible sur la cuticule brun clair du Lépidoptère. Piquées maintes fois, ces chrysalides mouraient en définitive sans qu'aucun parasite s'y soit développé. Une seule femelle de *P. instigator* F. mesurant 22 mm est éclosée récemment (octobre 1957) dans mes élevages, d'une chrysalide de *Celerio euphorbiae* L.

Toutefois, plusieurs auteurs mentionnent des Sphingides parmi les hôtes de diverses Pimplines : *S. ligustri* L. pour *Apechthis rufata* GMEL., *Laothoe populi* L. et *Mimas tiliae* L. pour *Pimpla instigator* F. (MORLEY 1933), *S. ligustri* L. pour *A. compuncator* L. (SCHMIEDEKNECHT 1906). Voir également : CHEWYREUV 1913, chapitre 14.

Il s'agit de cas isolés, inscrits sans explication dans les listes d'hôtes au même titre que les espèces qui sont les plus favorables à l'évolution des parasites. Souvent, les Pimplines mises en présence d'un hôte réfractaire (Sphingide, Diptère, *Tenebrio* à l'état de larve) l'inspectent ou le piquent plus longuement qu'un hôte favorable (voir chapitre 10).

C. SPÉCIFICITÉ DES *Pimplinae*.

Les Pimplines ne sont pas seulement limitées dans leurs possibilités de reproduction par le fait de s'attaquer à un stade particulier de leurs hôtes, ou à des hôtes ne dépassant pas une certaine taille, mais aussi en raison d'une certaine spécificité : en effet, je n'ai jamais réussi l'élevage de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) ni d'aucune *Itopectis* FÖRST. aux dépens de chrysalides d'*Aporia crataegi* L. qui pourtant, étaient attaquées par les parasites en question. MEYER (1925) mentionne toutefois, sans explication, *A. crataegi* L. parmi les hôtes de *P. turionellae* L. (*).

D'autre part, bien que *P. turionellae* L. évolue avec la plus grande facilité dans les nymphes de *Tenebrio* (près de 90 % des nymphes présentées aux *Pimpla* F. sont normalement parasitées), ces hôtes ne conviennent guère aux *Itopectis* FÖRST. et aux petites espèces de *Pimpla* F. telles que *P. spuria* GRAV. ou *P. contemplator* MÜLL. Ces derniers parasites, élevés dans des nymphes de *Tenebrio*, meurent souvent sans dépasser le stade larvaire dans une proportion de 50 %. De même, la mortalité d'*A. resinator* THNBG. élevée aux dépens de ce Coléoptère dépasse 80 %.

Tandis que *P. instigator* F. vit sans difficulté dans les chrysalides de l'Attacide exotique *Antheraea pernyi* GUÉR., *A. compuncator* L. y poursuit sans succès un développement qui, dans mes élevages, ne dépassait pas le stade larvaire. J'ai disséqué nombre de ces chrysalides, et trouvé dans la plupart d'entre elles, une larve d'*A. compuncator* L. desséchée. Quelques-unes avaient tissé un cocon dans la chrysalide, mais aucune n'avait atteint le stade nymphal.

Je n'ai pas obtenu plus de succès dans mes tentatives de parasiter des Diptères : parmi les nombreuses pupes de Tachinaires et de *Lucilia* R. D. que j'ai utilisées à cet effet, deux seulement ont assuré le développement de parasites : un mâle de *P. contemplator* MÜLL. sorti le 1^{er} juillet 1954 d'une pupa de Tachinaire (parasite d'*Euproctis*

(*) D'après FAHRINGER (1922), ces chrysalides permettent d'élever sans difficulté *Apechthis compuncator* L.

phaeorrhaea DON.) piquée le 9 juin (cycle de 23 jours). Dans une seconde puppe, piquée par une femelle d'*I. alternans* GRAV., j'ai trouvé une femelle de ce dernier parasite qui était morte sans avoir pu se dégager. M. BILLIOTTI me dit avoir obtenu un exemplaire d'*I. maculator* F. éclos d'une puppe de Diptère.

La durée du cycle de diverses espèces de Pimplines dans des nymphes et chrysalides d'espèces différentes, est également en relation avec la spécificité de ces parasites : par exemple, une femelle d'*I. maculator* F. se développe en 17-19 jours environ au mois d'août dans une chrysalide d'*Ephestia kühniella* Z. ou d'*Euproctis phaeorrhaea* DON., et en 21-24 jours dans une nymphe de *Tenebrio*. Par contre, les mâles de *P. turionellae* L. (dont le développement est en moyenne plus lent que celui des *Itopectis* FÖRST.) évoluent aussi rapidement dans les nymphes de *Tenebrio* que dans les chrysalides d'*Euproctis*.

8. Variations de taille des parasites en fonction de la taille de l'hôte

Les élevages effectués au laboratoire me permettent d'évaluer entre quelles limites peut varier la taille des *Pimplinae*. Bien que les auteurs se soient souvent étonnés de l'étendue de ces variations de taille, je pense avoir observé des extrêmes dépassant ceux qui ont été signalés jusqu'ici. J'ai notamment obtenu des femelles de *P. turionellae* L. mesurant de 3 à 15 mm, leur longueur variant ainsi du simple au quintuple, et leur volume dans la proportion de 1 à 125.

Les femelles de *P. instigator* F. mesurent 5 à 22 mm, celles d'*Itopectis alternans* GRAV. et al. de 4,5 à 11 mm.

De même, la taille des mâles de *P. instigator* F. varie de 5 à 17 mm. Les mâles de *P. turionellae* L. atteignent les extrêmes de 3 et 12 mm.

Les femelles les plus petites ont été obtenues, soit d'un hôte superparasité, soit de nymphes ou de chrysalides de petite taille enfermées par paquets de 6 ou 8 dans un papier (cf. chapitres 20-24).

Les femelles minuscules sont généralement anormales. Elles meurent souvent à l'état de nymphes âgées ou d'adultes malformés. Une femelle de *P. turionellae* L. mesurant 3 mm, morte à l'état de nymphe peu avant l'éclosion imaginale, ne portait qu'une seule antenne réduite à 3 articles. D'autres femelles très petites sont écloses avec des ailes chiffonnées, d'autres encore n'avaient pu redresser leur tarière qui demeurerait repliée dorsalement comme chez la nymphe. Il est certain que ces très petits insectes ont souffert d'un manque de nourriture.

Un mâle de *P. instigator* F. mesurant 16 mm, issu d'une volumineuse chrysalide d'*Antheraca pernyi* GUÉR. n'est guère mieux réussi : il ne parvint que difficilement à se dégager de son hôte, car son abdomen était gonflé de substances grasses qui débordaient latéralement

sous forme de bourrelets entre les tergites et les sternites distendus. Il est intéressant de rappeler que RATH (1894) a observé le même déséquilibre chez des mâles d'Abeille nourris de gelée royale.

Nous voyons que l'excès de nourriture aussi bien que la sous-alimentation au stade larvaire, peuvent déterminer des malformations chez les adultes.

IV. — REPRODUCTION

9. Accouplement et parthénogenèse

Comme SEYRIG le notait en 1924, les *Pimplinae*, et les *Ichneumonidae* en général, s'accouplent facilement en captivité, même lorsqu'elles sont enfermées dans des tubes de faible diamètre. Le comportement sexuel est analogue chez toutes les espèces observées dans mes élevages et énumérées au chapitre 1.

A. COMPORTEMENT DU MÂLE.

Les mâles de toutes les *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itopectis* FÖRST. étudiées s'accouplent sans préambules lorsqu'ils sont en bonne santé et dans des conditions de température optimum (25 °C environ). Ils se précipitent parfois sur les femelles avec une agilité déconcertante. L'accouplement a lieu, et dure 15 secondes à une minute. Peu avant de se retirer, le mâle contracte violemment son abdomen une dizaine de fois.

Les mâles moins vigoureux ou placés dans des conditions de température moins favorables, s'adonnent souvent à des démonstrations préliminaires avant d'aborder les femelles : leurs ailes étalées vibrent rapidement en position presque horizontale; les antennes s'élèvent et s'abaissent, dirigées vers la femelle. L'abdomen est relevé avec les valves écartées. Le mâle avance ainsi lentement, mais dès qu'il a touché la femelle, il redouble d'activité, grimpe sur sa comparse et s'accouple brusquement.

Parfois, les mâles frais éclos ou les mâles âgés effectuent les mêmes préambules et grimpent sur les femelles, mais leur comportement sexuel s'interrompt soudain. Le mâle se déplace sur la femelle immobile, de l'abdomen vers la tête, se retourne, regagne l'abdomen, et finit par s'éloigner si la femelle n'est pas elle-même partie de son côté. Quelques jours plus tard, les mâles qui, frais éclos présentaient ce comportement, s'accouplent normalement.

Enfin, j'ai souvent observé chez des mâles âgés ou qui étaient issus de vieux élevages, une étonnante *paralysie* en présence de la femelle. Dès qu'un tube contenant un tel mâle était ouvert à proximité d'une femelle, le mâle commençait de « tituber », les pattes et le corps entier se crispant de plus en plus comme chez les individus endormis à l'éther. Le mâle tombait finalement, inerte au point que je le croyais mort. Toutefois, libéré du voisinage de la femelle, il se rétablissait peu à peu et recommençait à se promener dans son tube comme un individu normal. On pourrait peut-être comparer cette paralysie des mâles à l'« immobilisation réflexe » connue chez d'autres insectes.

Le 18 novembre 1954, j'observai l'extraordinaire phénomène que voici : j'introduisis un mâle dans un tube où « sommeillait » une femelle de *P. turionellae* L. Le mâle se promena durant un certain temps avec la même agilité que dans son propre tube. Soudain, la femelle s'« éveilla », et le mâle fut presque instantanément paralysé à distance. Tout se passa comme si la femelle avait exercé une action sur le mâle au moment de s'« éveiller », action inexistante tant que la femelle était immobile.

Cette paralysie des mâles ne semble pas strictement liée au comportement sexuel : j'ai un jour observé le même phénomène en débouchant brusquement un tube où se trouvait un mâle. Un changement soudain de l'atmosphère ambiante, quel qu'il soit, détermine peut-être ce comportement. Un mâle sorti de cet état de paralysie peut exceptionnellement s'accoupler par la suite.

J'ai observé chez des femelles issues de vieux élevages, un comportement de même nature : saisies entre des pinces, elles se crispaient et s'échappaient en titubant. Chez les femelles, ce phénomène n'aboutit pas à une paralysie totale comme chez les mâles.

Le mâle, pour en revenir à l'objet du présent paragraphe, est souvent violemment attiré par les nymphes ou les chrysalides vides ayant assuré le développement d'un parasite femelle. J'ai aussi observé, comme maints auteurs, que le mâle poursuit un autre mâle, et cherche à s'accoupler avec lui, lorsque ce dernier est entré en contact avec une femelle.

En 1953, j'ai trouvé dans le bois de Vincennes 7 mâles d'*Itopectis maculator* F. rassemblés sur un mouchet de feuilles. Je les capturai sans qu'ils cherchent à s'échapper, et je récoltai aussi les feuilles qui les attiraient si fortement. Or, parmi celles-ci se trouvait une chrysalide de *Tortrix viridana* L. : il en sortit le lendemain une femelle d'*I. maculator* F. qui fut aussitôt fécondée. Les mâles sont donc attirés dans la nature par les femelles avant même que celles-ci soient sorties des chrysalides. Cette observation est à rapprocher de celle de WAGNER qui, en 1909, a signalé le même phénomène chez *Pimpla* (recte *Ephialtes*) *inquisitor* scop. Il vit des mâles de cette espèce groupés

sur des cocons de *Malacosoma neustria* L. qu'ils inspectaient activement avec leurs antennes; ce phénomène se poursuit jusqu'à ce que, le lendemain, plusieurs femelles d'*E. inquisitor* Scop. fussent sorties des cocons de *Malacosoma*.

D'autre part, chez toutes les espèces que j'ai étudiées, les mâles ne commencent pas toujours à poursuivre les femelles le jour même où ils sont éclos. J'ai pourtant observé le cas chez *P. turionellae* L. et *P. spuria* Grav. Les mâles de *P. turionellae* L. peuvent encore s'accoupler après plus de 3 semaines de vie dans des conditions normales; certains individus s'accouplent après avoir séjourné 4 mois au réfrigérateur, à la température de 4 °C; d'autres peuvent s'accoupler plusieurs fois par jour. Il n'est guère surprenant que des mâles faisant preuve d'une telle activité puissent féconder plusieurs femelles: un petit mâle de *P. spuria* Grav. sorti le 25 juin 1955 d'une chrysalide d'*Ephestia* a fécondé 4 femelles. Toutes produisirent un grand nombre de descendants femelles, prouvant ainsi que les 4 accouplements avaient été fructueux. Les mêmes observations sont valables pour les *Itopectis* Först. qui peuvent s'accoupler au moins 5 fois.

Chez les mâles, le comportement sexuel est une suite d'actions-réflexes où nous pouvons reconnaître trois phases:

a) Le mâle perçoit à distance la femelle de son espèce. Il est attiré vers elle par des stimuli qui sont certainement d'ordre olfactif.

b) Dès que le mâle a rejoint sa comparse, il s'y agrippe, et contourne l'abdomen de la femelle avec le sien pour placer ses organes génitaux au niveau de ceux de la femelle. Or, le mâle aborde parfois la femelle avec tant de vigueur, que celle-ci est renversée sur le dos. Le mâle est alors incapable de s'adapter à cette situation nouvelle. Contournant instinctivement l'abdomen de la femelle, il s'efforce en vain d'introduire son pénis entre les tergites de sa comparse (*).

c) De plus, il semble que des perceptions coordonnées complexes soient indispensables à l'achèvement du processus de l'accouplement. perceptions coordonnées peut-être, des antennes et de l'abdomen chez le mâle: en effet, lorsqu'on présente à un mâle de très grande taille, une femelle de deux tiers plus petite, l'accouplement ne peut pas s'effectuer. Le mâle aborde la femelle, présente le réflexe de contourner l'abdomen, mais il se comporte soudain comme s'il avait perdu la minuscule femelle qui se trouve entre ses pattes; il « cherche » devant lui avec ses antennes et finit par s'éloigner. Chaque fois qu'il passe à proximité de sa comparse, le même processus infructueux se répète. J'ai observé des accouplements normaux, il est vrai, entre mâle et femelle de tailles très différentes; seuls les extrêmes décrits ci-dessus ne peuvent y parvenir.

(*) C'est seulement lorsque la femelle se remet en mouvement, en position normale, que l'accouplement peut s'effectuer.

B. COMPORTEMENT DE LA FEMELLE.

Une femelle apte à être fécondée s'immobilise en général dès que le mâle entre en contact avec elle. Parfois, cependant, elle entraîne le mâle à sa suite, et s'arrête seulement un peu plus loin.

Au laboratoire, les femelles sont assez souvent réfractaires à l'accouplement : à l'approche des mâles, elles s'enfuient obstinément, font vibrer leurs ailes, ou se cabrent en repliant l'abdomen sous le thorax. Il est inutile de dire qu'un tel comportement peut être fort préjudiciable à l'heureuse évolution des élevages.

Les femelles refusent souvent l'accouplement lorsqu'elles n'ont pas copulé immédiatement après leur éclosion. Elles peuvent aussi être réfractaires lorsqu'elles se sont abondamment nourries avant de rencontrer un mâle. Enfin, elles fuient souvent les mâles lorsqu'elles se sont déjà accouplées une fois (*voir ci-dessous*).

Il semble donc qu'il existe une période critique pour l'accouplement au moment de l'éclosion de la femelle.

Toutes les femelles récoltées dans le bois de Vincennes durant la belle saison ont donné des descendants femelles au laboratoire, prouvant ainsi qu'elles s'étaient accouplées. Seules quelques femelles tardives récoltées en automne, au moment où les mâles ont disparu ou sont devenus inactifs, n'ont engendré que des descendants mâles. Je rappelle que plusieurs observations ont été faites, qui montrent que, dans la nature, les mâles détectent les femelles lorsqu'elles sont encore enfermées dans les chrysalides, et les fécondent à l'instant même de leur éclosion. Toutes les observations des auteurs ont malheureusement été faites au laboratoire, dans des milieux artificiels, et elles ne tiennent aucun compte des faits mentionnés ci-dessus. Je poursuivrai toutefois l'étude du comportement sexuel des femelles au laboratoire, sans oublier qu'il s'agit d'un comportement dans des conditions particulières.

J'ai tenté de parer à l'inconvénient des femelles récalcitrantes : des mâles très vigoureux réussissaient parfois à « dompter » des femelles qui avaient repoussé des mâles plus faibles. D'autre part, le 22 novembre 1954, je parvins à « apaiser » une femelle de *P. contemplator* MÜLL. en lui donnant du miel : elle fut fécondée à l'instant où elle commençait à absorber le liquide sucré. Cette observation est exceptionnelle, le fait ne s'est pas répété dans mes élevages.

J'ai également coupé les ailes de femelles récalcitrantes de *P. contemplator* MÜLL. Un seul résultat positif fit que je recourus à l'éther pour endormir les femelles qui se dérobaient à l'approche des mâles : ceux-ci, mis en présence de femelles qui reprenaient leurs sens après avoir été ainsi traitées, s'accouplaient immédiatement. Toutefois, je n'ai jamais obtenu d'œufs fécondés à partir de ces femelles : un tel accouplement n'a donc jamais été fructueux.

Même lorsqu'elle refuse l'accouplement, une femelle peut rester

attractive pour les mâles, après un séjour de 7 mois au réfrigérateur, à 4 °C. Tel fut notamment le cas d'une femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), n° 198. Ceci explique que les femelles puissent être fécondées au laboratoire, sinon dans la nature, par leurs propres descendants-fils, phénomène déjà maintes fois signalé par les auteurs. J'ai cependant aussi observé que certaines femelles, âgées ou déjà fécondées, exerçaient une attraction moindre sur les mâles.

Pourtant, les phénomènes décrits ci-dessus sont loin d'être absolus : les femelles acceptent souvent un deuxième, voire un troisième accouplement, fait contraire aux affirmations de PICARD qui prétendait, encore en 1939, qu'une femelle de *Pimpla* F. ne s'accouple jamais une seconde fois. En 1923 pourtant, VOUKASSOVITCH avait déjà constaté que la femelle d'*I. maculator* F. peut s'accoupler deux fois. En 1926, FAURE n'a-t-il pas affirmé avoir remarqué le même comportement chez *P. instigator* F.? (observation reproduite également par VOUKASSOVITCH en 1927). Lorsqu'en 1931, MARTELLI étudiait une femelle de *P. instigator* F. se débattant au milieu des mâles qui l'avaient assaillie, il vit que, dans la bousculade générale, plusieurs mâles réussissaient à s'accoupler. J'ai moi-même constaté l'accouplement d'une femelle avec plusieurs mâles chez toutes les espèces élevées au laboratoire.

Presque toutes les femelles de *P. turionellae* L. de mes élevages se sont accouplées à 2 mâles au moins. L'une d'elles accepta 11 mâles en 3 jours ! Il est vrai que les femelles des autres espèces étaient généralement moins enclines à s'accoupler plusieurs fois.

On ne peut savoir si le comportement de la femelle est influencé par l'importance du stock de spermatozoïdes emmagasinés. Un deuxième accouplement est-il consenti par les femelles qui n'ont pas reçu précédemment une quantité suffisante de spermatozoïdes? (phénomène signalé notamment chez l'Abeille domestique par RUTTNER en 1956).

Le comportement de la femelle varie aussi suivant les circonstances dans lesquelles elle rencontre les mâles : en effet, lorsqu'une femelle fraîchement éclosée est fécondée par un mâle, elle reste souvent immobile quelques secondes après que le mâle s'est retiré. Si nous éloignons ce premier mâle pour en introduire un second, la femelle se remet en mouvement, et chasse souvent le second mâle. Par contre, la femelle se comporte différemment lorsqu'on introduit plusieurs mâles *simultanément* dans le tube où elle se trouve ; en effet, tandis que l'un des mâles féconde la femelle, les autres se précipitent sur le couple immobile et tentent de s'accoupler aussi. Ils ne le peuvent naturellement pas tant que le premier mâle est fixé à la femelle. Toutefois, à l'instant où le premier mâle se détache, avant que la femelle se soit remise en mouvement, un second mâle, voire un troisième, s'accouplent à leur tour.

Je ne serais pas étonné que ces faits soient de règle dans la nature, puisque les mâles se groupent pour féconder leur comparse dès son éclosion.

Nous sommes loin des idées de PICARD sur l'accouplement unique des femelles de *Pimplinae*, loin aussi de la classification de CHEWYREUV qui en 1913, répartissait les diverses espèces de Pimplines en deux catégories suivant qu'elles s'accouplaient une fois (*uninuptae*) ou plusieurs fois (*multinuptae*).

La durée de l'accouplement varie elle aussi : le plus souvent, à la température de 22 à 25 °C, elle est de 30 secondes environ chez *P. turionellae* L. (= *examinator* F.). L'accouplement, plus lent chez les *Itopectis* FÖRST., dure quelque 50 secondes dans les mêmes conditions. Chez *P. contemplator* MÜLL. et *P. spuria* GRAV. par contre, il ne dépasse guère 15 à 20 secondes. Pourtant, chez toutes ces espèces, les couples restent parfois unis, une, deux, ou exceptionnellement trois minutes.

Même lorsqu'elles paraissent avoir copulé normalement, les femelles de toutes les espèces étudiées produisent parfois exclusivement des descendants mâles issus d'œufs non fécondés (voir chapitre 12). L'accouplement n'a donc pas été fructueux et ces femelles ont produit des descendants mâles par parthénogenèse arrhénotoque. Ce phénomène également observé chez d'autres parasites (notamment par SIMMONDS en 1947) n'est pas entièrement éclairci : il semble toutefois que la stérilité des mâles soit souvent la cause de tels échecs : en effet, plusieurs femelles de mes élevages, accouplées au même mâle, ont produit sans exception, des descendants mâles.

Telle est l'une des principales difficultés que j'ai rencontrées au cours des recherches consacrées au déterminisme du sexe chez les *Pimplinae* (voir deuxième partie), tous mes élevages de *P. turionellae* L., n^{os} 90, 127, 133, de *P. contemplator* MÜLL., n^o 139, d'*I. alternans* GRAV., n^{os} 81, 82, 122, 128, etc. ayant été poursuivis durant de nombreux mois sans qu'une seule femelle apparaisse dans la descendance de ces parasites (voir aussi le chapitre suivant).

10. La ponte

Les femelles ne commencent généralement à rechercher leurs hôtes que quelques jours après leur éclosion. Toutefois, la femelle de *P. spuria* GRAV., n^o 150, a piqué des chrysalides le jour même où elle sortit de la dépouille de son hôte. Ici encore, il n'y a pas de règle absolue.

Le parasite attiré par l'odeur (fait connu depuis PICARD 1921, 1922, FAURE 1926, LAING, SALT 1935, ULLYETT 1936, etc.), grimpe sur son hôte ou sur le cocon qui l'enveloppe et l'inspecte avec ses antennes. Il semble que l'Ichneumonide apprécie à ce moment le

volume de son hôte, qu'elle le « mesure » (voir deuxième partie, chapitre 26); puis elle se promène sur la chrysalide d'un bout à l'autre, fait demi-tour, revient sur ses pas plusieurs fois, et finit par implanter sa tarière (position représentée sur la figure 1 H).

La ponte dure en général de 45 secondes à une minute; on observe aussi des piqûres de 10 à 15 secondes, qui ne sont pas accompagnées du dépôt de l'œuf. Inversement, la femelle laisse parfois sa tarière implantée durant plusieurs minutes sans bouger. Ce comportement est fréquent chez les femelles qui viennent de pondre tout leur stock d'œufs mûrs et chez les femelles âgées qui ne donnent plus de descendants. La présence d'un œuf mûr dans l'ovaire n'est donc pas toujours indispensable au déclenchement du comportement de ponte, ou du moins, ne l'induit pas directement. En d'autres termes, on observe parfois une certaine indépendance entre la présence d'un œuf mûr dans l'ovaire et le comportement de ponte.

En 1921, PICARD supposait que, chez *P. instigator* F., la ponte est un phénomène dont le déterminisme est très simple. Il admettait que l'émission de l'œuf dépend d'une sensation tactile, celle de vide et de plein. En 1924, FAURE étudia à nouveau ce problème : il obtint la ponte de *P. instigator* F. en remplaçant les chrysalides par diverses chenilles dans les papillottes qu'il présentait au parasite (les œufs de *P. instigator* F. ne se sont pas développés dans de telles conditions); moins catégorique que PICARD, FAURE conclut seulement de ses expériences que c'est bien d'une sensation tactile que dépend l'émission de l'œuf (voyez cependant le paragraphe suivant).

Quant à la seconde hypothèse de PICARD, selon laquelle l'émission de l'œuf dépendrait d'une sensation de vide et de plein, elle est dénuée de fondement : j'ai essayé de faire pondre des femelles de diverses Pimplines dans de faux hôtes de gélose légèrement tachés à l'extérieur d'hémolymphe extraite de chrysalides fraîches. Jamais un seul œuf ne fut pondu dans ces hôtes, qui pourtant étaient « pleins », et avaient été piqués. Les femelles de Pimplines ne déposent pas davantage leurs œufs dans des chrysalides en état de putréfaction. Inversement, lorsqu'une femelle de Pimpline est enfermée durant plusieurs jours dans un tube où elle est privée d'hôtes, elle finit par déposer quelques œufs sur la paroi du tube ou dans le bouchon de coton.

En réalité, quelques travaux récents, encore peu nombreux, nous engagent à reconsidérer le déterminisme de la ponte sous un angle nouveau, et démontrent que ce problème avait été non seulement mal compris, mais également mal posé par PICARD : en effet, LOYD (1940), VARLEY (1941), FULTON (1947), DETHIER (1947), KUTTA-MATHIATHU (1956), etc. ont étudié la constitution de la tarière chez quelques Hyménoptères parasites, et découvert sur cet organe, des chimiorécepteurs de contact renseignant l'insecte sur la nature chi-

mique du contenu de l'hôte. DETHIER, coupant l'abdomen de l'Ichneumonide *Nemeritis canescens* GRAV. a notamment démontré que la tarière réagit encore après l'opération lorsqu'elle entre en contact avec certaines substances chimiques (voir également ci-dessous: SALT 1937).

Chez les *Pimplinae*, la ponte relève du même mécanisme que chez les Hyménoptères objets des travaux énumérés ci-dessus. En effet, nous verrons dans le chapitre suivant, que les diverses parties de la tarière sont criblées de pores microscopiques, qui ne semblent pas être autre chose que des chimiorécepteurs (fig. 9 à 11).

Certaines données du comportement viennent d'ailleurs confirmer les données anatomiques : en effet, comme je l'ai déjà signalé, lorsqu'une Pimpline pique une chrysalide en état de putréfaction, la tarière est rapidement retirée sans que l'œuf ait été émis. Il est intéressant de noter que les piqûres sont exceptionnellement longues, « interminables » dans certains hôtes intacts, mais non favorables. J'ai notamment observé la piqûre très longuement prolongée des diverses Pimplines de mes élevages, dans des pupes de Diptères, et dans des larves de *Tenebrio* enfermées en lieu et place de nymphes dans des papillottes de papier. Des sensations d'ordre chimique au niveau de la tarière peuvent seules expliquer un tel comportement. Ces intéressants problèmes relèvent du domaine de la physiologie sensorielle dans lequel je ne saurais me hasarder.

De plus, lorsqu'on coupe en son milieu la tarière d'une Pimpline, l'insecte ne parvient plus à perforer l'hôte sur lequel il s'acharne en vain. Si nous pratiquons alors une ouverture dans la chrysalide pour faciliter l'implantation de la tarière, celle-ci ressort immédiatement sans que l'œuf ait été pondu, les sensations nécessaires à l'oviposition étant manifestement éliminées.

En 1953, une femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) dont la tarière était anormalement entrouverte sur sa face ventrale, pondit dans mes élevages. Cette femelle réussissait à percer son hôte, mais les œufs sortaient à la base de la tarière, et étaient émis à l'extérieur ! Ils apparaissaient isolés, ou par groupes de deux disposés en quinconce. J'observai ainsi que l'œuf est toujours pondu avec l'extrémité la plus étroite et la plus rigide dirigée vers l'avant. Un jour, la tarière anormale glissa tangentiellement à l'hôte préalablement blessé, et resta appliquée sur le papier taché d'hémolymphe qui enveloppait la chrysalide. Malgré la position de la tarière à l'air libre, les œufs furent émis. Les stylets sortant à l'extrémité de la tarière allaient et venaient à l'air libre, et dans l'hémolymphe répandue, au lieu de fouiller les tissus de l'hôte. Ici encore, il ne saurait être question de sensations de *plein et de vide* au sens de PICARD.

On sait que les Pimplines pondent plusieurs fois dans les mêmes chrysalides, du moins au laboratoire, et qu'elles se comportent comme

si elles étaient incapables de discerner les chrysalides saines des chrysalides déjà parasitées (PICARD 1922, FAURE 1926, JACKSON 1937). Toutefois, dans certains cas, l'Ichneumonide refuse de piquer une seconde fois une nymphe de *Tenebrio*. Si nous lui présentons alors un nouvel hôte, elle l'inspecte et le pique parfois. Un tel comportement s'observe chez des femelles qui pondent difficilement et seulement un nombre d'œufs réduit (en automne notamment). Le renouvellement de l'hôte semble exciter à nouveau la femelle.

Contrairement aux Pimplines, les femelles d'autres Hyménoptères parasites, celles des *Trichogramma* notamment (SALT 1937), peuvent reconnaître les hôtes déjà parasités. La tarière joue sans doute un rôle dans la détection du parasitisme antérieur, phénomène d'ordre biochimique dont nous avons parlé ci-dessus. Chez *Microplectron fuscipennis* ZETT. (*Hym. Chalcid.*), ULLYETT a démontré en 1936, que la femelle ne reconnaît pas les hôtes déjà parasités, sauf si les larves du parasitisme antérieur ont atteint leur dernier stade.

Une autre question se pose : la femelle de Pimpline pond-elle un œuf à chaque piqûre ou plusieurs ? La ponte de la femelle anormale décrite ci-dessus ne peut nous renseigner de façon certaine sur ce point ; je voyais apparaître des œufs, isolés en général, parfois groupés par paires ou par trois, mais il semblait que certains d'entre eux, mal éliminés, restaient anormalement à mi-chemin jusqu'à l'émission du suivant.

L'examen direct du contenu de chrysalides fraîchement parasitées pouvait seul nous renseigner de façon précise. Je disséquai donc une série de chrysalides de *Nymphalis* (*Vanessa* auct.) *io* L. au fur et à mesure qu'elles étaient piquées par des femelles de *P. instigator* F. Je parvins sans peine à retrouver dans les tissus, les œufs de cette Pimpline qui sont de taille respectable. Or, toutes les chrysalides examinées et qui avaient été piquées une fois, contenaient un seul œuf de *Pimpla* F. Celui-ci était placé dans les tissus compacts de la région médiane dorsale ou de la base de l'abdomen. Dans quelques cas exceptionnels, l'examen détaillé du contenu de la chrysalide ne me permit pas de retrouver un seul œuf. Il est donc vraisemblable qu'une partie au moins des nymphes ou des chrysalides attaquées dans mes élevages et qui ne produisirent pas de parasite (voyez les tableaux de ponte à la fin du présent travail) n'avaient tout simplement reçu aucun œuf.

Comme chez tous les autres Hyménoptères chez qui le sexe « est à la disposition de la mère », les *Ichneumonidae Pimplinae* déposent donc habituellement un œuf à chaque ponte.

Par contre, chez les Hyménoptères parasites, qui ont un comportement différent, ou moins évolué dans ce domaine, ou qui ne « disposent » pas du sexe de leurs descendants, la femelle émet souvent plusieurs œufs à chaque piqûre. Tel est notamment le cas de l'Ichneu-

monide *Cryptinae Hemiteles melanarius* GRAV., parasite grégaire de chrysalides de divers Lépidoptères (cf. AUBERT 1954). Certaines espèces de *Copidosoma*, *Cephalonomia*, etc. pondent 2 œufs par piqure; certains *Trichogramma*, 3 œufs; l'*Allotropa burrellii* MUES., 9 œufs..., et même certaines Scélionides grégaires, tous leurs œufs à la faveur d'une seule piqure (cf. FLANDERS 1939, 1950).

En 1925, MEYER estimait qu'une femelle de *P. turionellae* L., de *P. instigator* F. ou d'*A. compunctor* L. dépose en moyenne 1 à 6 œufs par jour. Ces chiffres peuvent être dépassés si la femelle n'a pas pondu durant plusieurs jours : en effet, JACKSON (1937) signale le cas d'une femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) qui déposa 21 œufs le même jour.

On peut encore se demander quel est le nombre d'œufs total pondus par une femelle de Pimpline durant toute sa vie. D'après mes observations, je ne pense pas surestimer leur fécondité maximum, en comptant que certaines femelles de *Pimpla turionellae* L. parviennent à pondre quelque 250 œufs, chiffre 5 fois supérieur à celui indiqué par MEYER (*l. c.*). Je pense également pouvoir estimer à plus de 100 le nombre maximum d'œufs pondus par une femelle d'*Itoplectis* FÖRST.

En résumé, nous voyons que la ponte des *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itoplectis* FÖRST est un phénomène complexe, une succession de réflexes en chaîne ou coordonnés, intéressant plusieurs organes : la femelle est tout d'abord attirée par l'odeur de son hôte, puis elle l'inspecte avec ses antennes. Avec ses antennes également, elle en apprécie le contour, et vraisemblablement aussi le volume. Puis elle en vérifie le contenu avec sa tarière criblée de pores microscopiques. Si les sensations ainsi perçues sont favorables, un œuf est enfin pondu.

II. Anatomie, appareil reproducteur

Dans le cadre des recherches entreprises concernant le déterminisme du sexe (deuxième partie du présent travail), j'ai étudié l'anatomie de l'abdomen, en particulier de l'appareil reproducteur des *Pimplinae* mâles et femelles. A vrai dire, ces organes ont déjà été décrits chez les femelles par DUFOUR (1841), PAMPEL (1914), MEYER (1925)... De nombreux travaux ont également fourni des précisions sur l'anatomie de diverses Ichneumonides appartenant à d'autres sous-familles ou à d'autres genres que ceux auxquels je me suis limité. Je mentionnerai notamment la remarquable thèse de SEURAT (1899) sur diverses Braconides et Ichneumonides, les travaux de BLUNCK (1951) sur un *Hemiteles*, de BUGNION (1904) sur *Rhyssa persuasoria* L., de GIVEN (1944) sur *Diadromus collaris* GRAV., etc. Je signalerai en outre dans la deuxième partie, quelques travaux sur les organes reproducteurs des Abeilles et des Guêpes : en effet, je considère comme essen-

tielle la comparaison des structures existant dans les divers groupes d'Hyménoptères. Je citerai également un peu plus loin les travaux consacrés à la structure de la tarière (p. 110). Enfin, je rappelle qu'en 1894, BORDAS a publié un gros travail sur *L'appareil génital mâle des Hyménoptères*, sujet repris ultérieurement par BOULANGÉ (1924), PECK (1937), SNODGRASS (1941), RICHARDS (1956), etc.

En présence d'une bibliographie déjà si abondante, j'ai considéré comme superflue une étude très approfondie de la structure de certains organes, et je n'ai examiné que les moins connus.

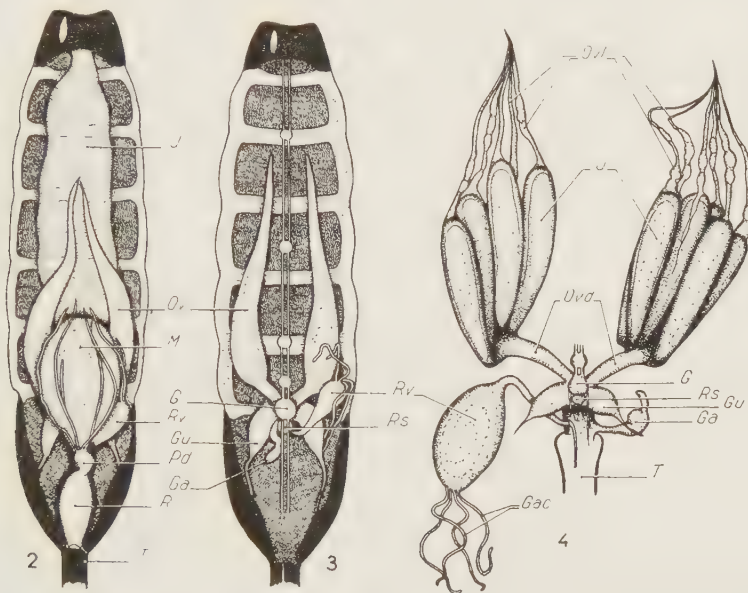


FIG. 2 : Disposition des organes à l'intérieur de l'abdomen chez la femelle de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.).

FIG. 3 : Après ablation du tube digestif; G, ganglion anal; Ga, glande alcaline; Gu, glandes utérines; J, jabot; M, mésentéron; Ov, ovaires; Pd, proctodaeum; R, rectum; Rs, réceptacle séminal; Rv, réservoir de la glande à venin; T, tarière ($\times 15$).

FIG. 4 : Vue dorsale du système reproducteur et des glandes à venin d'une femelle de *Pimpla instigator* F.; G, ganglion anal; Ga, glande alcaline; Gac, glande acide; Gu, glandes utérines; O, œufs mûrs en position dans l'ovaire; Ovd, oviductes; Ovl, ovarioles; Rs, réceptacle séminal; Rv, réservoir de la glande à venin; T, tarière ($\times 12$).

Les figures 2 à 4 et 14 montrent la disposition des organes dans l'abdomen chez diverses espèces. Elles représentent simultanément les diverses étapes des dissections effectuées jusqu'à la mise en évidence des organes reproducteurs. Ces dissections ont été faites avec des épingles, sous binoculaire. J'ai enlevé l'un après l'autre tous les tergites, puis chacun des organes, dans le sens dorso-ventral.

A. FEMELLE.

Chez la femelle, le système digestif est disposé ventralement dans sa partie antérieure où l'on reconnaît un volumineux *jabot* (extrémité de l'œsophage dilatée), occupant les cinq premiers segments abdominaux et le début du sixième (*fig. 2*). A son extrémité distale, le jabot s'ouvre dans un organe ovoïde, l'intestin moyen ou *mésentéron*. Celui-ci est placé sur l'extrémité postérieure de l'œsophage, et s'étend jusqu'au milieu du 7^e sternite. Il résulte de cette disposition, que le système digestif, ventral dans sa partie antérieure, devient dorsal à son extrémité postérieure. De nombreux tubes de Malpighi prennent naissance à l'extrémité distale de l'intestin moyen. De là, ils se dirigent en tous sens et entourent notamment l'intestin moyen d'un écheveau de petits tubes (*fig. 2*).

Enfin, par l'intermédiaire d'un court *proctodaeum* et d'un *rectum* plus large, le tube digestif se termine par l'anus, qui est dorsal et débouche au-dessus de la tarière (pour plus de détails, voir BORDAS 1894). Il en résulte que pour rejeter ses excréments, la femelle replie sa tarière vers l'avant (ou latéralement), et frotte son extrémité anale contre le premier obstacle rencontré.

Les organes reproducteurs sont situés plus en profondeur, et ne nous apparaissent qu'à la faveur d'une dissection plus poussée. Dès le début de la dissection, il est vrai, l'extrémité antérieure des ovaires était visible au-dessus de l'œsophage. Le système reproducteur est donc coudé comme le tube digestif, mais, à l'inverse de ce dernier, le système reproducteur est dorsal dans sa partie antérieure, et ventral à son extrémité postérieure.

Si nous supprimons le tube digestif, avant de parvenir aux organes reproducteurs ventraux que nous décrirons en dernier lieu, nous apercevons d'abord le système nerveux, coudé lui aussi. En effet, dans les cinq premiers segments abdominaux, la chaîne nerveuse est ventrale, et presque appliquée contre les sternites. Toutefois, à partir du sixième segment, la chaîne nerveuse remonte et vient se placer au-dessus des organes génitaux, immédiatement sous l'intestin moyen. Tous ces organes sont donc entrelacés les uns dans les autres.

Contrairement à ce que l'on pourrait supposer, les ganglions de la chaîne ventrale ne sont pas disposés à raison d'un par segment. Le premier ganglion est situé dans l'espace intersegmentaire faisant suite au deuxième sternite. Puis un deuxième ganglion occupe le milieu du quatrième sternite. Nous observons le troisième entre les cinquième et sixième sternites. Sur ce dernier sternite est placé le quatrième ganglion. Enfin, le cinquième et dernier, beaucoup plus gros que les précédents, constitue une volumineuse masse nerveuse anale. Il est situé exactement au-dessus du point où les oviductes débouchent dans l'utérus, au-dessus également du réceptacle séminal et de l'ouverture génitale située entre les sternites VI et VII (*fig. 3 à 6*). Plusieurs

filaments nerveux partent du ganglion anal et se dirigent les uns vers l'extrémité anale, les autres vers la base de la tarière comme SEURAT l'avait déjà observé en 1899.

Enfin, si nous supprimons le système nerveux et les fibres musculaires situées à la base de la tarière, le système reproducteur nous apparaît avec ses glandes annexes.

Les ovaires (déjà figurés par MEYER en 1925, etc.) comptent jusqu'à 10 ou 15 ovarioles chez *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.). Ils débouchent chacun dans un oviducte très court qui s'ouvre dans l'utérus (*sec.* PAMPEL 1914), à la hauteur de l'espace intersegmentaire reliant les sternites VI et VII. Le réceptacle séminal s'observe dans la région dorsale de l'utérus, entre les deux glandes utérines (*fig.* 3 à 6). Enfin, l'utérus communique avec le pore génital par l'intermédiaire du vagin. L'orifice génital est situé chez la femelle à la base de la tarière, dans l'espace intersegmentaire VI-VII.

Glandes à venin. — Ces glandes (*glande alcaline* et *glande acide*) ont été décrites par de si nombreux auteurs que je juge inutile de m'y arrêter longuement. Je rappellerai que DUFOUR (1841), LACAZE-DUTHIERS (1849), KRAEPELIN (1873), CARLET (1884), BUYSSON (1892), BORDAS (1894), SEURAT (1899), PHISALIX (1904, 1922), etc. les ont successivement étudiées morphologiquement et cytologiquement chez de nombreux Hyménoptères, Ichneumonides comprises.

Ces deux glandes sont représentées sur les figures 3 à 6, et je considère même comme superflu de les redécrire ici.

Un fait mérite cependant d'être signalé : j'ai été surpris de constater que BORDAS place sans explication, l'une et l'autre de ces glandes, tantôt dans le flanc gauche des insectes qu'il étudie, tantôt dans le flanc droit. De nombreuses dissections de *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itopectis* FÖRST. m'ont démontré que, chez une même espèce, ces deux glandes peuvent effectivement être situées soit dans le flanc gauche, soit de l'autre côté.

Je désignerai comme *dextres* les femelles chez qui la glande acide est placée dans le flanc droit, les autres étant *senestres*. Une femelle dextre donne naissance aussi bien à des individus de l'une que de l'autre catégorie.

Nous savons que la glande alcaline (ou tubuleuse, découverte par DUFOUR en 1841) est originaire d'une *évacuation en doigt de gant de l'épiderme sur la ligne médiane ventrale*. De même, la glande acide dérive d'une ébauche en forme de vésicule s'ouvrant en avant du gorgeret, lui-même originaire du 12^e segment larvaire. J'ai parfois observé que la glande alcaline se déverse dans le vagin en avant de l'endroit où le canal de la glande acide pénètre dans la tarière.

Enfin, je rappelle que le venin, étudié par CARLET (1884), puis surtout par PHISALIX (1922), serait un mélange de la sécrétion de ces

deux glandes, et son principe actif serait une albumine toxique complexe.

La tarière. — La tarière des *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itopectis* FÖRST. est constituée des mêmes éléments fondamentaux que chez les autres Hyménoptères, Aculéates compris.

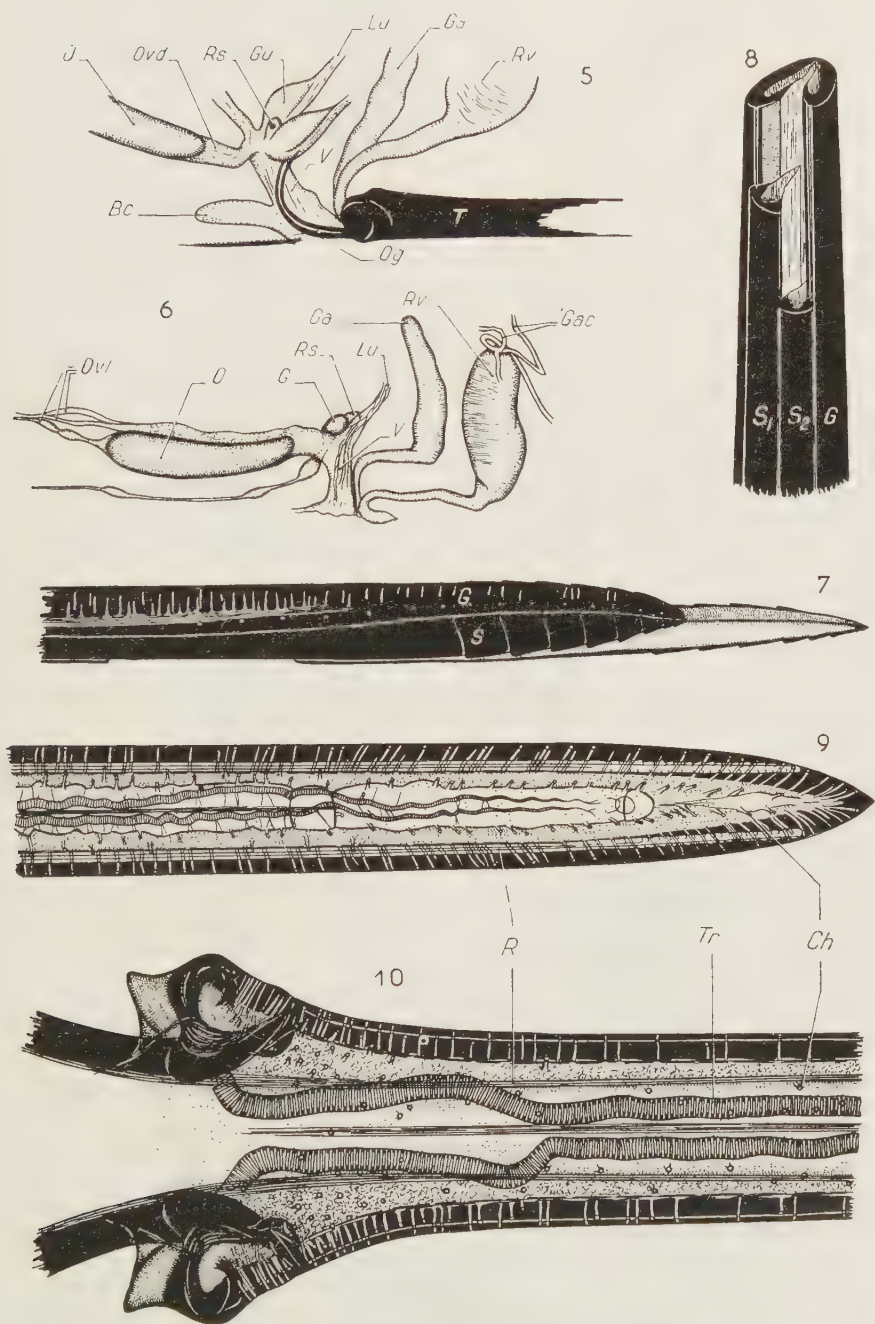
DUFOUR (1841) fut l'un des premiers à étudier l'aiguillon des Hyménoptères dont il décrivit et nomma quelques pièces. Il découvrit que la composition de l'appareil génital des *Ichneumonides* ne diffère point de celle des Hyménoptères en général. En 1849-1852, LACAZE-DUTHIERS observa à son tour l'existence d'un plan unique dans la composition des oviscaptes et des verges des insectes. Dans ses très remarquables travaux, il mit en évidence l'homologie des divers constituants de la tarière et de l'aiguillon dans les différents groupes d'Hyménoptères; plusieurs pièces de la tarière ont été nommées par lui pour la première fois (*voir ci-dessous*).

Ultérieurement, pour ne citer que les principaux, ZANDER (1911), SNODGRASS (1925), IMMS (1946), ont étudié l'aiguillon des Aculéates, tandis que FRÜHAUF (1924) décrivait l'appareil de ponte chez les Cynipides... Enfin, je mentionnerai encore l'intéressant travail de BROCHER (1926) grâce auquel nous connaissons en détail les pièces et la musculature de la tarière chez l'Ichneumonide *Pimplinae Perithous mediator* GRAV.

Chez les *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itopectis* FÖRST., comme chez les autres Hyménoptères mentionnés ci-dessus, la tarière est essentiellement composée d'une pièce nommée *gorgeret* par DUFOUR (1841), sous laquelle glissent les deux *stylets* analogues à ceux décrits par LACAZE-DUTHIERS (1849). En 1926, BROCHER appelle ces dernières pièces les *styles* (dénomination erronée).

Légende de la planche.

- FIG. 5 : Vue latérale du système reproducteur et des glandes à venin d'une femelle de *Pimpla instigator* F.; Bc, bourse copulatrice; Ga, glande alcaline; Gu, glandes utérines; Lu, ligament utérin; O, œuf dans l'ovaire; Og, ouverture génitale; Ovd, oviductes; Rs, réceptacle séminal; Rv, réservoir de la glande à venin; T, tarière; V, vagin ($\times 12$).
- FIG. 6 : *Id.* chez *Apechthis resinator* THNBG. Les derniers ganglions de la chaîne nerveuse sont représentés. G, ganglion anal; Gac, glande acide; Ovl, ovarioles; les autres lettres comme sur la figure 5 ($\times 17$).
- FIG. 7 : Extrémité de la tarière chez *Pimpla instigator* F. L'un des stylets a été cassé et avancé vers l'extrémité de la tarière dans laquelle il glisse comme sur des rails. G, gorgeret; S, stylet ($\times 50$).
- FIG. 8 : *Id.* en coupe; G, gorgeret, S 1, S 2, les deux stylets ($\times 50$).
- FIG. 9-10 : Figures semi-schématiques de la base et de l'extrémité du gorgeret chez *Pimpla instigator* F.; Ch, nombreux chimiorécepteurs; R, rails sur lesquels glissent les stylets; Tr, trachées ($\times 100$).



Mes figures 7 à 11 représentent la tarière et ses constituants chez les espèces que j'ai étudiées. Sur la figure 8, le gorgeret et les stylets sont visibles en coupe oblique; nous voyons ainsi que les stylets glissent sur un rail ménagé dans la paroi du gorgeret, exemple remarquable de coaptation. On sait que l'œuf passe entre les membranes internes minces et souples des stylets.

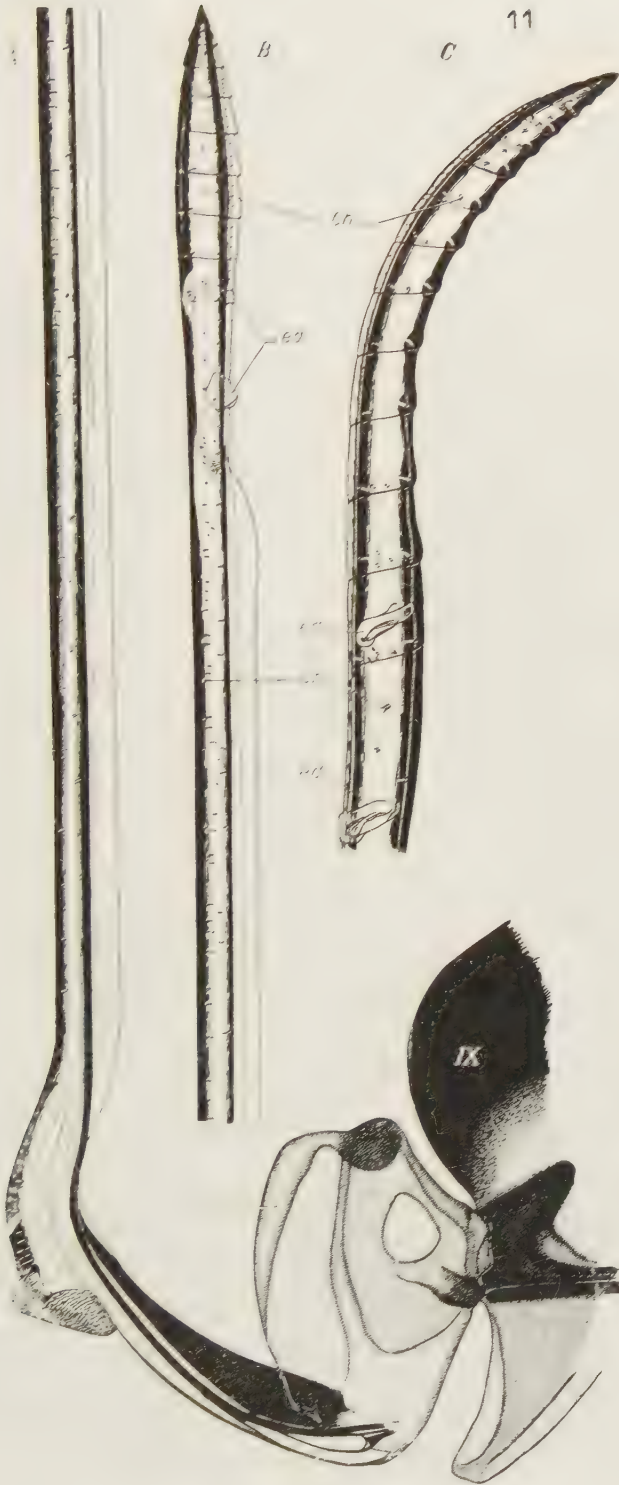
L'étude des diverses pièces de la tarière m'a révélé l'existence sur les stylets aussi bien que sur le gorgeret, d'innombrables petites ouvertures qui ne semblent pas être autre chose que des chimiorécepteurs analogues à ceux décrits chez d'autres Hyménoptères par LOYD (1940), VARLEY (1941), FULTON (1947), DETHIER (1947), KUTTAMATHIATHU (1956).

Mes figures semi-schématiques 11 A-C montrent ces éléments sur toute la longueur du stylet chez *P. instigator* F. et *A. compuncator* L. La position de ces petites ouvertures n'est pas absolument constante chez tous les individus. Les figures 9-10 représentent en détail le gorgeret de *P. instigator* F. où nous retrouvons les mêmes éléments. En 1933, FULTON a décrit et figuré des pores microscopiques analogues chez *Habrocytus cerealellae* ASHM. On les observe aussi sur l'aiguillon des Aculéates (SNODGRASS 1910). D'après KUTTAMATHIATHU (1956) les stylets seuls présentent des sensilles « chimiorécepteurs » chez *Philotrypesis caricae* L.

Chez les *Pimplinac*, le gorgeret est également parcouru par deux trachées fixées dans la cavité de l'organe par des ligaments transversaux ou obliques. Une trachée non représentée sur mes figures semi-schématiques s'observe également dans chaque stylet (fait déjà mentionné chez d'autres Hyménoptères par SEURAT en 1899). Enfin, d'autres éléments microscopiques que je ne me hasarderai pas à expliquer sont visibles sur les stylets et dans le gorgeret (fig. 9-11). Je pense notamment aux deux structures en forme d'écailles irrégulières disposées sur les stylets, à la base des denticulations...

Les stylets sont fixés à l'écaille (LACAZE-DUTHIERS 1849) ou aileron (BROCHER 1926), elle-même articulée avec le huitième tergite (neuvième si l'on compte le segment abdominal absorbé dans le thorax où il forme le segment médiaire). Ces éléments visibles sur ma figure 11.

FIG. 11 : A, figure semi-schématique de la base d'un stylet et des structures qui le relient au segment abdominal IX chez *Pimpla instigator* F. Le stylet est criblé de chimiorécepteurs de la base à l'extrémité. La trachée contenue dans chaque stylet n'est pas représentée; Ec, écaille ($\times 50$). B, suite de la figure précédente : extrémité du stylet. C, idem chez *Apechthis compuncator* L.; Ch, chimiorécepteurs; ed, petites écailles sclérifiées disposées sur la face dorsale du stylet ($\times 100$).



sont également représentés, et leur fonction est expliquée dans les travaux de SNODGRASS (1925), BROCHER (1926), DETHIER (1947). L'origine de ces pièces a été démontrée par SEURAT en 1899.

Réceptacle séminal. SWAMMERDAM (1738), AUDOUIN (1824), SIEBOLD (1843), LEUCKART (1858), LEYDIG (1859), BERLEPSCH (1873), CHESHIRE (1885), BUTTEL (1905) ont successivement décrit le réceptacle séminal de l'Abeille, organe observé comme nous le voyons, depuis plus de deux siècles. CHESHIRE (1885) et MARCHAL (1894) ont étudié le même organe chez les Guêpes, ainsi que ADLERZ (1887), JANET (1902) et HOLLIDAY (1903) chez les Fourmis... Toutefois, les observations de ces auteurs et leurs interprétations étaient toujours entachées d'erreurs, et aucun d'entre eux n'avait compris, sinon le rôle, du moins le fonctionnement exact de cet organe dont l'importance est si grande chez les Hyménoptères. Je rappelle que le Français AUDOUIN reconnut le premier en 1824 l'utilité du réceptacle en tant que capsule contenant les spermatozoïdes. En 1906, BRESSLAU vint résoudre la plupart des problèmes anatomiques concernant le réceptacle séminal de l'Abeille.

Dans son très remarquable travail, il démontra la complexité de cet organe et du canal séminal destiné à conduire les spermatozoïdes jusque dans l'utérus où s'effectue la fécondation de l'œuf.

BRESSLAU découvrit que le prétendu muscle circulaire entourant le canal séminal, muscle que tous les auteurs antérieurs avaient considéré comme un « sphincter », est constitué en réalité, de 3 faisceaux semi-circulaires (compresseurs). Ces muscles agissent en corrélation avec des faisceaux de muscles longitudinaux (un extenseur et deux fléchisseurs). De plus, le canal séminal est courbé en S, et comprend un repli longitudinal interne qui agit comme un piston.

Lorsqu'un œuf doit être fécondé, le muscle extenseur se contracterait ce qui déterminerait l'allongement de la courbure en S du canal, et simultanément, l'élargissement de la lumière dans la région coudée où se trouve le repli interne. Dans l'espace vide ainsi créé, une petite quantité de spermatozoïdes est aspirée. Puis les muscles fléchisseurs (antagonistes de l'extenseur) rétablissent la cour-

Légende de la planche I.

PHOTO 1 : Réceptacle séminal (Rs) de *Pimpla instigator* v. *in toto* « suspendu par son pétiole » (P) à l'extrémité distale du canal séminal (Cs) à l'emplacement où se déverse le canal de la glande spermathéciale (Cg); les deux lobes de la glande en question recouvrent le tout comme le « chapeau » d'un champignon (Gs) (× 180).

PHOTO 2 : *Idem*, après ablation de la glande spermathéciale par microdissection: muscle compresseur (Mc), muscle compresseur du « pétiole » (Mcp), muscle fléchisseur (Mf). Les autres lettres comme sur la photo 1 (× 220).

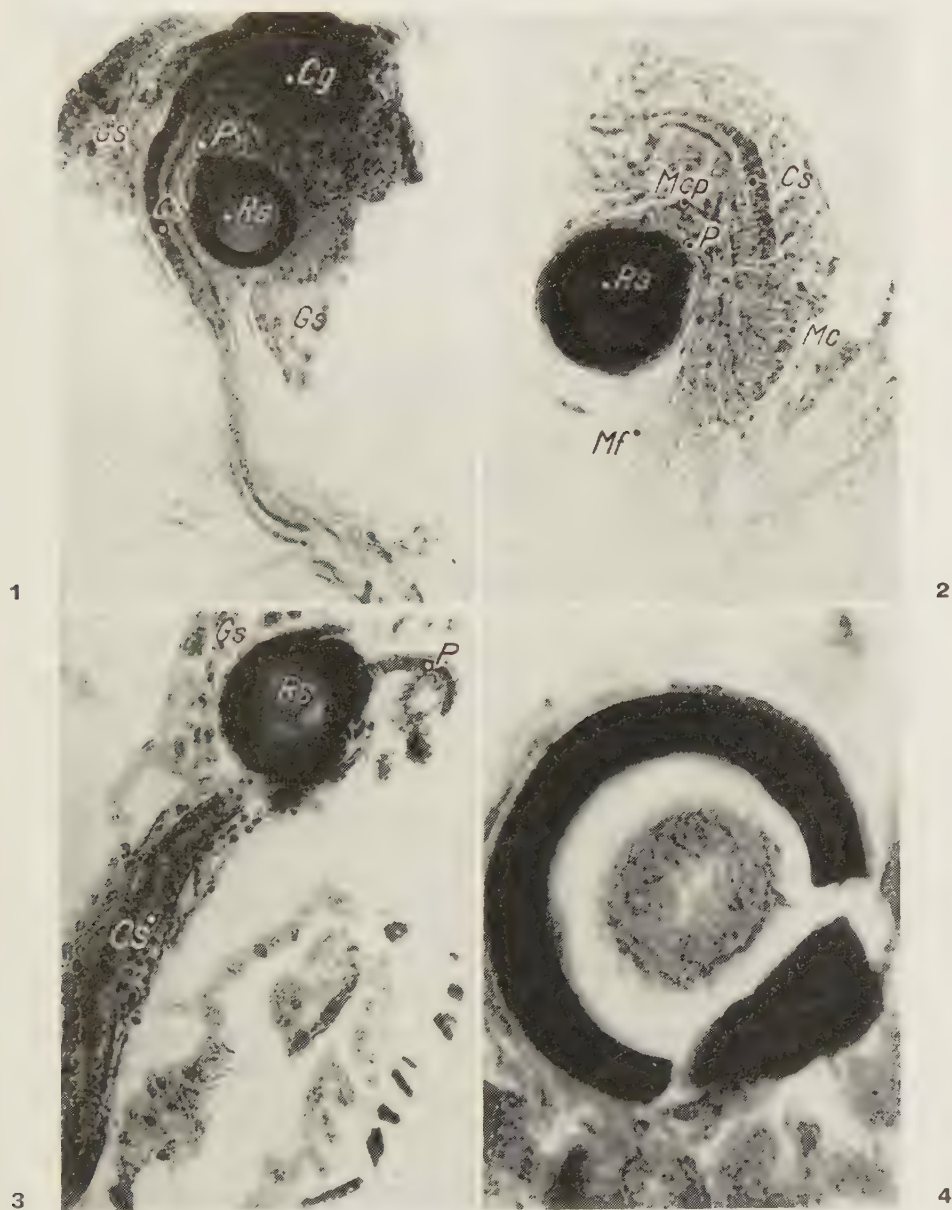
PHOTO 3 : Coupe série longitudinale du réceptacle séminal (Rs), du « pétiole » (P), de la glande spermathéciale (Gs) et du canal séminal (Cs) de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) (× 340).

PHOTO 4 : Coupe série qui montre les spermatozoïdes à l'intérieur du réceptacle séminal d'une femelle de *P. turionellae* L. (× 750).

bure première du canal en S dans lequel le repli interne empêche la régression des spermatozoïdes. Enfin, ceux-ci sont poussés vers l'utérus par la contraction successive des diverses fibres des compresseurs.

Tel est l'appareil compliqué que BRESSLAU a désigné sous le nom de « Spermapumpe » (pompe à sperme).

PLANCHE I



Toutefois, en 1913, ADAM a démontré l'inexistence du prétendu « muscle extenseur » de BRESSLAU qui n'était en réalité qu'un faisceau de fibres déplacées des compresseurs. D'après ADAM, la pompe à sperme fonctionne en réalité par suite du *relâchement* réflexe simultané des muscles fléchisseurs et compresseurs, ceux-ci étant contractés à l'état de repos ! Grâce à l'élasticité du canal séminal, un étirement s'ensuit, la lumière s'élargit et les spermatozoïdes y sont aspirés. Puis la compression successive des fibres des faisceaux compresseurs et fléchisseurs rétablit la courbure normale du canal et fait progresser les spermatozoïdes vers l'utérus.

ADAM a également fait une étude comparée de la spermathèque chez quelques *Bombus*, *Andrena*, *Vespides* et l'ournis. Chez ces Hyménoptères, le réceptacle n'atteint que rarement la complexité de l'organe décrit chez *Apis mellifica* L. Très souvent en effet, les muscles longitudinaux manquent. Chez les *Vespides*, il est vrai, l'orientation des fibres musculaires est extraordinairement complexe, et l'on observe non seulement des compresseurs et des fléchisseurs, mais encore un muscle compresseur circulaire autour de la spermathèque elle-même.

Je rappelle enfin, que le réceptacle est souvent atrophié chez les ouvrières des Hyménoptères sociaux (ADAM 1913), et qu'il est réduit chez les *Tenthredinidae*, à une évagination de l'utérus dépourvue de l'appareil musculaire complexe qui s'observe chez les *Apidae*, *Vespidae* et *Ichneumonidae* (BOULANGÉ, VANDEL 1931, MANNING 1956).

Le réceptacle séminal des Hyménoptères parasites, notamment celui des *Ichneumonidae*, n'a été que très peu étudié, et jamais en détail (cf. FLANDERS 1939). Chez les *Pimpla* F., *Apechthis* FÖRST. et *Itoplectis* FÖRST., cet organe est de taille infime, invisible à l'œil nu, ce qui ne facilite pas son étude : situé sur la paroi dorsale de l'utérus, caché sous le ganglion anal, il est une petite sphère chitineuse à paroi très épaisse, presque entièrement recouverte par une volumineuse glande (fig. 3, 4, 12 et pl. I, II).

J'ai étudié cet organe *in toto*, coloré ou non (microdissections à l'aide d'épingles), et sur des coupes sériées (planche I), chez *P. instigator* F. et *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) principalement.

Le réceptacle, le canal et sa musculature, sont entourés d'une mince enveloppe commune. Le réceptacle, disposé tout contre le canal séminal, semble suspendu à l'extrémité de ce dernier par son « pétiole » ou « pédoncule ». C'est ainsi que SIEBOLD appelait le canalicule conduisant les spermatozoïdes du réceptacle dans le canal séminal. La partie distale du canal séminal, à la hauteur du réceptacle, présente une courbure en S, analogue à celle décrite par ADAM chez diverses *Apidae*. De plus, sur toute sa longueur, la moitié du canal opposée au réceptacle, est plus fortement scléifiée que la portion située du côté du réceptacle (fig. 13). Cette particularité confère sans doute au canal une certaine rigidité qui lui permet de reprendre sa position première

après l'expulsion des spermatozoïdes (voir ci-dessus l'explication d'ADAM concernant l'Abeille).

Certains auteurs ont décrit la paroi interne du canal séminal comme présentant des épaissements spirales, *spirales qui correspondraient aux mouvements des spermatozoïdes* (FLANDERS 1939). En réalité, la figure 13, faite au microscope à contrastes de phases, démontre que les prétendues spirales qui apparaissent sous un microscope ordinaire à faible grossissement, sont chez les *Pimplinae*, un réseau d'alvéoles de forme et de taille variables, disposés en quinconce.

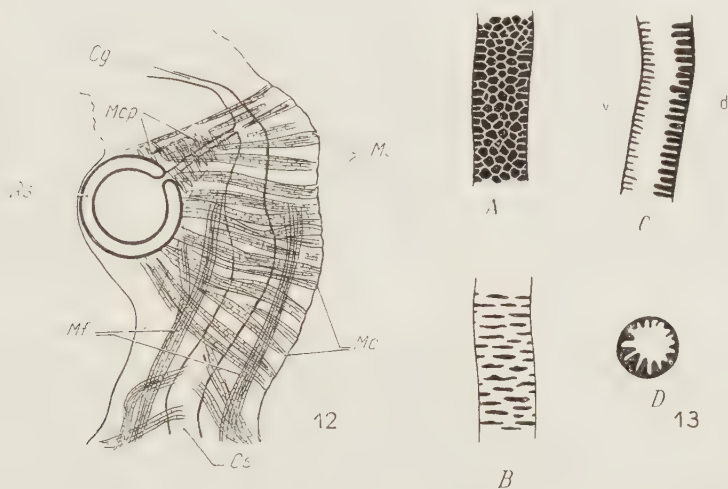


FIG. 12 : Réceptacle séminal et musculature qui en détermine le fonctionnement chez une femelle de *Pimpla instigator* F. La volumineuse glande spermathéciale bilobée qui entoure l'organe a été supprimée; Cg, canal de la glande spermathéciale; Cs, canal séminal; Mc, muscle compresseur; Mcp, muscle compresseur du « pétiole »; Mf, muscle fléchisseur longitudinal; Rs, réceptacle séminal ($\times 240$).

FIG. 13 : Canal séminal fortement grossi tel qu'il apparaît sous un microscope à contrastes de phases; A, portion dorsale médiane vue de face chez *Pimpla instigator* F.; B, idem face ventrale; C, idem en coupe longitudinale chez *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.); v, côté « ventral » tourné du côté du réceptacle; d, côté opposé « dorsal »; D, idem en coupe transversale dans la région distale, non loin du réceptacle (diamètre du canal 23μ).

De plus, le canal séminal est entouré sur toute la longueur de la courbure en S, d'un volumineux muscle semi-circulaire, qui n'est autre que le muscle *compresseur* décrit précédemment chez les autres Hyménoptères. Les fibres de ce muscle sont si obliques à l'extrémité proximale inférieure du compresseur, qu'elles deviennent parfois presque longitudinales. Certaines, fixées sur la capsule, du côté supé-

rieur, simulent parfois sur les coupes, un *muscle compresseur du réceptacle* tel qu'il a été décrit chez les Vespides. En réalité, une telle structure n'existe pas chez les *Pimplinae*.

On trouve par contre, chez ces insectes, deux bandes musculaires longitudinales qui sont l'homologue des muscles fléchisseurs décrits par BRESSLAU chez l'Abeille domestique (fig. 12).

En plus des éléments musculaires existant chez les *Apidae*, en plus des muscles compresseurs et fléchisseurs, les *Pimplinae* possèdent encore un muscle transversal autour du « pétiole » de la capsule, que je désignerai sous le nom de *muscle compresseur du pétiole* (fig. 12).

Ainsi constitué, le réceptacle séminal des *Pimpla* F. est pourvu de tous les éléments qui lui permettent de fonctionner à la manière d'une pompe comme chez les Hyménoptères supérieurs sociaux.

Enfin, je rappelle que tout l'organe est recouvert d'une volumineuse glande spermathéciale bilobée (planche II). Chacun des lobes est replié autour du réceptacle, et son contenu se déverse dans un canal médian. Les deux canaux fusionnent bientôt en un canal commun qui débouche au point de rencontre du « pétiole » et du canal séminal. La sécrétion de cette glande, légèrement alcaline d'après LILLIE (1919), activerait les spermatozoïdes, et favoriserait leur acheminement dans le canal séminal. Nous verrons plus loin (chapitre 13) toute l'importance de cette glande dans le mécanisme de la détermination du sexe.

Les photographies de la planche II montrent les spermatozoïdes en place dans le réceptacle. Il s'agit d'éléments très petits (environ 12 μ de longueur), pourvus d'un flagelle grêle. On a émis l'hypothèse qu'au moment de leur emmagasinement dans le réceptacle, lors de l'accouplement, les spermatozoïdes seraient attirés dans la capsule par chimiotactisme (FLANDERS 1939, etc.). Toutefois, RUTTNER (1956) vient de démontrer que cette hypothèse ne saurait être maintenue, du moins en ce qui concerne l'Abeille chez qui les spermatozoïdes sont emmagasinés dans le réceptacle grâce à des mouvements combinés actifs et passifs de la femelle. Chez les *Pimplinae*, un tel mécanisme pourrait expliquer que les femelles endormies à l'aide d'éther ne sont pas fécondées par les mâles qui copulent avec elles (?) (cf. chapitre 9).

B. LE MALE.

Les organes génitaux mâles des Hyménoptères, *Ichneumonidae* incluses, ont été étudiés par de nombreux auteurs, parmi lesquels BORDAS (1894), SEURAT (1899), ZANDER (1900), BOULANGÉ (1924). PECK (1937) et SNODGRASS (1941) se sont le plus illustrés.

En 1894, BORDAS a étudié en détail le système reproducteur mâle de plusieurs *Ichneumonidae*. Les *Pimplinae* ne figurent pas parmi les espèces qu'il a examinées; toutefois, mes observations me permettent d'affirmer que les mâles de *Pimplinae* ne diffèrent guère (en ce qui concerne leurs organes reproducteurs), des autres *Ichneu-*

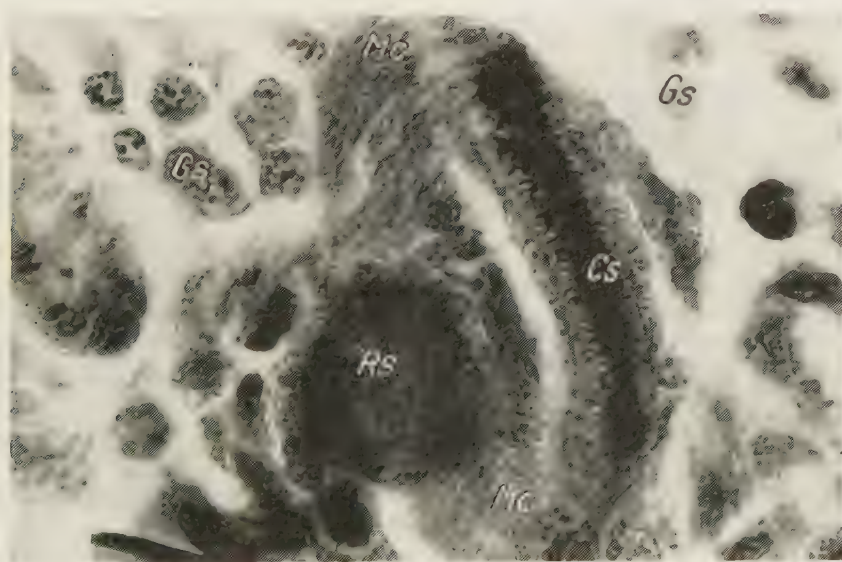
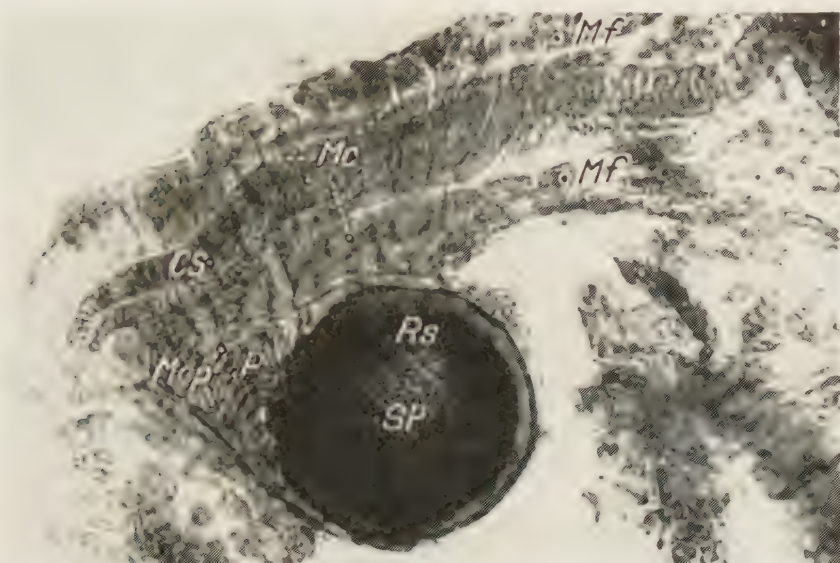


PHOTO 1 : Réceptacle seminal *in toto* (Rs) contenant des spermatozoïdes (Sp) « pétiole » (P), canal séminal (Cs), muscle compresseur (Me), muscle compresseur du pétiole (Mep), muscle fléchisseur (Mf) d'une femelle de *Pimpla instigator* r. après ablation de la glande spermathecale par microdissection ($\times 400$).

PHOTO 2 : Coupe sériée du réceptacle séminal (Rs), du canal séminal (Cs), et de la glande spermathecale (Gs) de *Pimpla instigator* r. De nombreuses fibres obliques transversales appartenant principalement au muscle compresseur sont visibles sur cette coupe (Me) ($\times 560$).

monidae étudiées par BORDAS. Étant donné les connaissances déjà acquises, j'ai étudié les mâles moins en détail que les femelles.

Mes figures 14 A à D, montrent les diverses étapes de la dissection destinée à isoler les organes reproducteurs mâles de *Pimpla instigator* F. Ces derniers sont constitués (comme chez les espèces disséquées par BORDAS), de deux testicules dissimulés sur la face

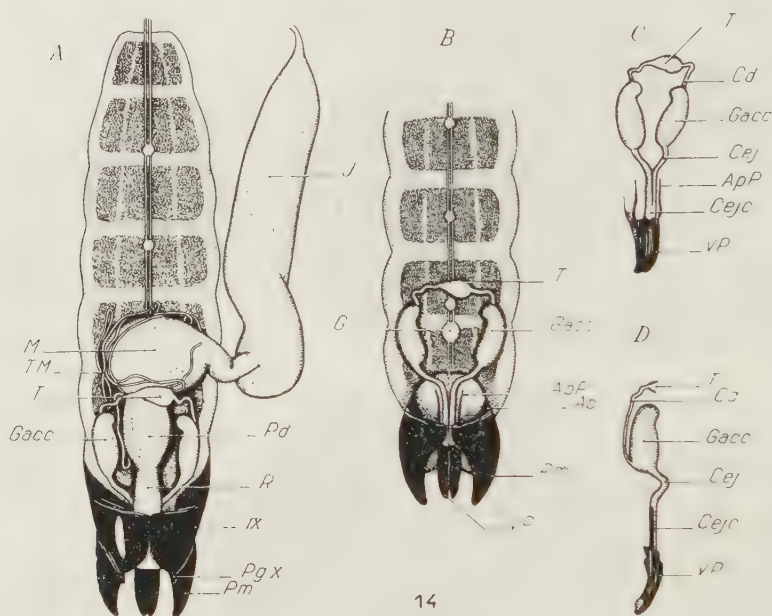


FIG. 14 : A, disposition des organes à l'intérieur de l'abdomen chez le mâle de *Pimpla instigator* F.; B, idem après ablation du tube digestif; C, D, organes reproducteurs isolés vus de 3/4 et de profil; Ab, anneau basal du caulis; ApP, apophyses proximales du pénis; Cd, canal déférent; Cej, canal éjaculateur; Cejc, canal éjaculateur commun; G, ganglion anal; Gacc, glandes accessoires; J, jabot; M, mésentéron; Pd, proctodaeum; Pg X, pygostyles (tergite X); Pm, paramères (valves); R, rectum; T, testicules; TM, tubes de Malpighi; VP, valves du pénis; IX, X, 9^e et 10^e tergites (X 12).

dorsale de l'intestin, parmi les tubes de Malpighi. Les deux testicules sont enveloppés d'une membrane commune (scrotum). Ils se déversent chacun dans un long *canal déférent*. Chaque canal déférent longe une volumineuse *glande accessoire* située à côté du rectum. Un nouveau canal, le *ductus ejaculatorius* conduit les spermatozoïdes depuis la base de la glande accessoire jusque dans le *canal éjaculateur commun* (BORDAS 1894) qui débouche entre les deux valves du pénis (fig. 14).

DEUXIÈME PARTIE

RÉVISION DES TRAVAUX CONCERNANT LA THÉORIE DE DZIERZON ET OBSERVATIONS NOUVELLES SUR LE DÉTERMINISME DU SEXE CHEZ LES *PIMPLA* F., *APECHTHIS* FÖRST. ET *ITOPLECTIS* FÖRST.

I. — RÉVISION DES CONNAISSANCES ACTUELLEMENT ACQUISES

12. Détermination du sexe chez les Hyménoptères

Chez les Hyménoptères, nous savons que le sexe est déterminé génétiquement suivant le mécanisme connu sous le nom d'*haplodiploïdie* : les mâles sont normalement haploïdes et les femelles diploïdes (les cellules somatiques étant souvent polyploïdes). Parmi les chromosomes de ces insectes, on ne peut affirmer que certains sont des chromosomes sexuels, et les théories de MANNING (1949-1953) affirmant que l'élément « crochu » observé chez l'Abeille domestique serait un chromosome sexuel sont très discutées (voir SANDERSON et HALL 1948-1951).

Que l'unanimité ne soit pas encore établie sur ce point parmi les chercheurs ne saurait étonner ceux qui connaissent l'aspect des chromosomes chez les Hyménoptères, chromosomes de très petite taille, généralement peu caractéristiques et difficiles à dénombrer.

On constate que la méiose avorte au cours de la spermatogenèse, c'est-à-dire que la première division de maturation est plus ou moins abolie, et se manifeste tout au plus par l'expulsion d'un globule polaire. L'ovogenèse par contre, est du type normal, et s'accompagne d'une méiose qui aboutit à la formation d'un ovule après expulsion de deux globules polaires.

Un œuf non fécondé, contenant donc un stock haploïde de chromosomes, se développe normalement lorsqu'il est pondu par une femelle d'Hyménoptère, que celle-ci soit vierge ou qu'elle ait été

fécondée : un tel œuf donne naissance à un mâle. Dépourvu de père, ce mâle est homozygote et il hérite exclusivement de caractères transmis par sa « mère ». L'œuf fécondé par contre, contient un stock diploïde de chromosomes, et il donne naissance à une femelle.

Toutefois, on a également constaté l'existence de mâles diploïdes exceptionnels chez les Hyménoptères. Les quelques mâles intermédiaires obtenus par CUÉNOT (1909) d'une Abeille domestique de race indigène fécondée par un faux-bourdon de race italienne plus colorée, étaient peut-être des mâles diploïdes biparentaux (*voir ci-dessous*, chapitres 14 et 27).

Les expériences de WHITING (1925-1945) faites sur des *Habrobracon juglandis* ASHM. de races homozygotes parfaitement pures, ont démontré de façon plus concluante l'existence de mâles diploïdes chez qui les caractères des parents apparaissent parfois disposés en mosaïque.

Mais WHITING a apporté des précisions encore plus importantes sur le déterminisme du sexe chez les Hyménoptères : d'après sa théorie génique du sexe, le sexe mâle d'*Habrobracon juglandis* ASHM., déterminé par l'état homozygote, présenterait un génotype X 1, X 2 ou X 3... tandis que le sexe femelle résulterait d'un phénomène de complémentarisme, c'est-à-dire de quelque interaction entre les différents X (X 1 X 2 ou X 2 X 3...). La rencontre de ces complémentaires est naturellement impossible chez un individu haploïde qui est toujours mâle. Les mâles diploïdes qui sont très rares, sont également homozygotes, et résulteraient de la rencontre exceptionnelle de gènes homologues X 1 X 1 ou X 2 X 2 dans les lignées consanguines.

Je rappelle en passant, que GUHL et DOZORCEVA (1934) estiment avoir vérifié les hypothèses de WHITING chez le *Pteromalus puparum* L. Ultérieurement, NOLAN (1938), MACKENSEN (1939), PASTEELS (1949), SANDERSON et HALL (1948, 1951) ont tenté d'accorder les découvertes de WHITING avec les connaissances acquises concernant l'Abeille domestique.

D'après les théories de WHITING, l'haploïdie ne déterminerait qu'indirectement le sexe mâle. Or, nous verrons dans le chapitre 14, que certaines femelles d'Hyménoptères fécondent ou non leurs œufs au moment de la ponte, en fonction des conditions extérieures (théorie de DZIERZON). Ce faisant, elles provoquent indirectement le phénomène de complémentarisme génique, ou l'empêchent de se manifester dans l'œuf qu'elles déposent. Ainsi, elles déterminent indirectement le sexe de leurs descendants.

13. Facteurs exerçant une influence sur la proportion des sexes chez les Hyménoptères parasites

Dans le présent chapitre, nous passerons en revue quelques modalités de déterminisme du sexe chez les Hyménoptères parasites.

Les exemples énumérés démontreront que le sexe ratio (pourcentage de femelles et de mâles) dans une population de parasites peut être modifié par divers facteurs, d'ordre interne, ou d'ordre externe. Dans certains cas, ces facteurs interfèrent ou se complètent; dans d'autres cas, il est vrai, la cause profonde des phénomènes observés, ou leur mécanisme restent encore obscurs. Tous les cas mentionnés ci-dessous ont déjà été énumérés par CLAUSEN (1939) ou FLANDERS (1939, 1942, 1943, 1944, 1945, 1950, 1956), et je ne ferai que les rappeler brièvement :

1. *Rétention des œufs.* — D'après THOMPSON & PARKER (1928), les femelles de *Melittobia acasta* Wlk. ont tendance à retenir leurs œufs lorsqu'elles n'ont pas été fécondées, c'est-à-dire lorsque la spermatheque ne contient pas de spermatozoïdes. Par contre, celles qui sont fécondées pondent sans hésitation : les descendants seront donc en majeure partie du sexe femelle chez *M. acasta* Wlk.

2. *Accouplement.* — FLANDERS (1937) a constaté que les femelles de *Coccophagus lycimnia* Wlk. pondent avant de s'accoupler, des œufs externes sur des larves de Chalcidiens. Après l'accouplement par contre, elles pondent dans le corps des Cochenilles *Lecaninae*. De même, chez le *Coccophagus ochraceus* How., les œufs haploïdes éclosent seulement lorsqu'ils ont été pondus à l'extérieur du bouclier d'une Lécaniine, tandis que les œufs diploïdes (femelles) se développent exclusivement dans le corps de l'hôte.

Chez ces parasites, qui pondent facilement avant et après l'accouplement, la répartition des sexes peut donc être déterminée par la durée qui sépare l'éclosion imaginale de l'accouplement.

3. *Capacité de la glande spermathéciale.* — Chez les Braconides et les Chalcidiens, la glande spermathéciale (« partie dynamique de la spermatheque » *sec.* FLANDERS 1956) a une faible capacité. Il en résulterait que seul un petit nombre de spermatozoïdes peuvent être activés simultanément : chez ces parasites, le sexe ratio serait donc déterminé, en partie tout au moins, par le taux d'oviposition (pontes plus ou moins rapprochées), lui-même déterminé par la densité de l'hôte (voyez les paragraphes suivants). Cette observation n'est pas valable pour les *Ichneumonidae* dont la glande spermathéciale est plus volumineuse, et d'une capacité plus grande (*).

4. *Taux de ponte.* — Si la durée écoulée entre chaque ponte est suffisante, tous les œufs peuvent être fécondés chez les parasites dont la glande spermathéciale a une faible capacité (voir paragraphe précédent). Or, chez certaines *Braconidae*, les oviductes sont parfois modifiés et adaptés au stockage des œufs. De ce fait, les femelles en question peuvent pondre rapidement un grand nombre d'œufs. Leur

(*) En réalité, nous verrons dans le chapitre 14 (B) que plusieurs Braconides et Chalcidiens peuvent aussi déterminer plus ou moins directement le sexe de leurs descendants par « oviposition sélective ».

glande spermathécale ayant une faible capacité, ainsi s'expliquerait que ces parasites engendrent parfois une forte proportion de mâles (FLANDERS 1950).

5. *Densité de l'hôte.* — Les mâles haploïdes prédominent chez certains Chalcidiens et Braconides si la population de l'hôte est très dense, puisque les œufs pondus à intervalles rapprochés sont peu fécondés en raison de la faible capacité de la glande spermathécale (FLANDERS 1942, 1950, 1956). Tel serait notamment le cas du *Coccophagus ochraceus* HOW. parasite des larves de *Saissetia* spp.

6. *Variations suivant l'année.* — BAKER a observé statistiquement en 1924-1927, que le sexe ratio de l'*Ephialtes roborator* F. variait suivant les années (CLAUSEN 1939).

7. *Variations saisonnières.* — Le sexe ratio varie également suivant la saison chez *Micropterus clauseni* COMP. endoparasite grégaire de *Ceroplastes*. Il passe de 3 femelles pour 1 mâle durant la génération hibernante, à 9 femelles pour 1 mâle en été (CLAUSEN 1939).

8. *La température.* — D'après SPEYER (1926-1927), les températures basses déterminent l'apparition de mâles adultes chez *Encarsia formosa* GAHAN, parasite d'Aleurodides. Les parents de ces mâles se sont développés à température élevée. Chez *Habrolepis rouxi* COMP., les femelles qui se développent à 80 °F (= 27 °C) dans des Coccides mûres sont thélytoques; par contre, celles qui ont évolué à l'état de jeunes larves dans des Coccides immatures sont amphitoques ou arrhénotoques (FLANDERS 1945).

Dans la plupart des cas, la température agit sans doute indirectement sur le sexe ratio des parasites, par suite de la mortalité sélective, l'un des sexes étant moins résistant que l'autre à une température donnée (voyez notamment MOURSI 1946).

9. *La nourriture.* — La proportion des sexes varie chez *Trichlogaster longifoliae* suivant la plante nourrissant l'hôte : l'*Acacia longifolia* var. *floribunda* F. MUELL favorise l'apparition de mâles et de femelles en nombre égal, tandis que la proportion de mâles produits sur l'*Acacia longifolia* WILLD. typique, est seulement de 1 % (NOBLE 1940).

10. *Les hôtes préférés.* — Les œufs fécondés femelles sont souvent déposés dans ou sur les hôtes préférés dont la présence détermine l'activation de la musculature ou de la glande spermathécale. Or, on sait également (ULLYETT 1936, etc.) que les parasites préfèrent généralement les hôtes de grande taille. Les œufs fécondés femelles seront donc déposés dans les hôtes de grande taille, et les œufs mâles dans les hôtes plus petits : tel est notamment le cas des Ichneumonides *Pimplinae*. Le même phénomène, connu sous le nom de théorie de DZIERZON, se retrouve chez divers Hyménoptères non parasites : nous l'étudierons dans les chapitres qui suivent.

14. La théorie de DZIERZON, « le sexe à la disposition de la mère »

Le problème fut posé pour la première fois par JOHANN DZIERZON, un pasteur qui élevait des Abeilles à Karlsmarkt en Silésie. Il publia ses remarquables observations sur l'origine des Faux-bourçons en 1845 dans la revue *Eichstädter Bienenzeitung*.

D'après la théorie de DZIERZON, les mâles d'Abeilles se développent à partir d'œufs non fécondés, tandis que les femelles (reines et ouvrières) sont issues d'œufs fécondés. La reine déposerait « à volonté », dans une certaine mesure, des œufs vierges mâles dans les grands alvéoles, et des œufs fécondés femelles dans les petites cellules d'ouvrières.

Cette théorie parut extraordinaire à l'époque de DZIERZON, et plus d'un pensaient qu'elle ne survivrait guère. Toutefois, DZIERZON ne se laissa pas induire en erreur par les nombreuses voix qui s'en prenaient à lui et qui croyaient démontrer l'inexactitude de sa théorie. Comme le relève NACHTSHEIM dans son admirable travail publié en 1913, DZIERZON savait apporter des faits à l'appui de sa théorie. Lorsqu'on relit les premières pages de l'*Eichstädter Bienenzeitung*, on est surpris de voir combien DZIERZON connaissait exactement la biologie et le développement de l'Abeille, et combien au contraire ses adversaires étaient ignorants.

Parmi les défenseurs de la théorie de DZIERZON, BERLEPSCH, SIEBOLD et LEUCKART ont publié des observations dont la valeur scientifique et l'exactitude sont infiniment supérieures à celles de leurs adversaires. *Ces derniers ont trop souvent donné libre cours à leur fantaisie, tels certains apiculteurs qui n'avaient pas les connaissances nécessaires pour faire des expériences judicieuses, telles certaines personnes instruites qui croyaient pouvoir donner leur avis sans connaître de façon précise la biologie de l'Abeille et les conditions à l'intérieur de la ruche* (NACHTSHEIM).

Ultérieurement, des chercheurs de plus en plus nombreux ont expliqué par la théorie de DZIERZON, la répartition des sexes chez d'autres Hyménoptères. Le problème s'est posé en particulier chez les *Ichneumonidae Pimplinae* (CHEWYREUV 1913), où j'ai tenté personnellement de l'étudier à l'aide de techniques nouvelles.

Je considère que la théorie de DZIERZON, si elle n'est pas une vue de l'esprit, doit être en accord avec trois aspects fondamentaux du problème :

1. Le comportement de la femelle;
2. L'anatomie de la femelle, en particulier du réceptacle séminal;
3. L'aspect des chromosomes chez le mâle et chez la femelle.

Chez les *Pimplinae*, je n'ai étudié que les deux premiers points. Toutefois, je n'oserais aborder un problème si complexe, aux aspects

si divers, sans avoir passé en revue les connaissances acquises concernant l'Abeille domestique d'une part, et d'autre part les divers groupes d'Hyménoptères chez qui la répartition des sexes s'expliquerait par la théorie de DZIERZON.

A. LE CAS DE L'ABEILLE DOMESTIQUE (*Apis mellifica* L.).

Les étonnantes découvertes de DZIERZON sont à l'origine des remarquables travaux de SIEBOLD, WEISMANN, BRESSLAU, CUÉNOT, NACHTSHEIM, etc. Malheureusement, un siècle après les découvertes de DZIERZON et de BERLEPSCH, cinquante ans après celles de BLOCHMANN, WEISMANN et ses élèves, BUTTEL-REEPEN, MEVES, ADAM, etc., des apiculteurs publient encore de temps à autre des notes où sont exposées les théories les plus extravagantes, théories qui font apparaître, plutôt qu'un nouvel aspect du problème, l'ignorance de ceux qui les publient.

NOLAN (1938), PASTEELS (1949), SANDERSON et HALL (1948, 1951), FLANDERS (1950), MOREAUX (1951), CHAUVIN (1952), KERR et LAIDLAW (1956) ont passé en revue les connaissances actuelles relatives au déterminisme du sexe chez l'Abeille domestique. Toutefois, ces travaux ne tiennent pas toujours compte des trois aspects fondamentaux du problème, et certains nous rappellent sans discernement les théories les plus invraisemblables qui ont été énoncées.

Plusieurs auteurs en effet, ont affirmé que la nourriture déterminerait le sexe de l'Abeille, d'autres ont cru observer des différences structurelles entre les deux ovaires et oviductes de la reine, d'autres ont voulu expliquer certaines « exceptions » par des transferts d'œufs effectués par les ouvrières, d'autres enfin ont pratiqué des croisements entre Abeilles de races différentes pour voir si les mâles issus d'œufs vierges étaient réellement du type maternel; toutefois, ils ignoraient que les reines utilisées dans leurs expériences étaient impures (hétérozygotes), et ils ont conclu bien trop rapidement que la théorie de DZIERZON n'était pas valable. Récemment encore, on a prétendu que tous les œufs seraient fécondés, et que les ouvrières élimineraient par léchage les spermatozoïdes se trouvant sur les œufs destinés à produire des mâles. Devrait-on supposer que les spermatozoïdes séjournent à l'extérieur du chorion, et pénètrent dans l'œuf seulement au bout d'un certain temps, et à la condition que les ouvrières les aient épargnés?

En réalité, je pense que les auteurs suivants méritent seuls d'être mentionnés :

AUDOUIN (1824) comprit le premier l'importance du réceptacle séminal des insectes en tant qu'organe destiné à recevoir les spermatozoïdes lors de l'accouplement : *Nc voit-on pas que dans les insectes la femelle, après avoir reçu la liqueur du mâle, est en quelque sorte chargée de sa distribution?* Par cette conclusion pertinente, AUDOUIN termine la lettre qu'il adressa en 1824, à l'Académie royale des sciences.

SIEBOLD (1843) établit définitivement que le réceptacle séminal

de la reine est un organe destiné à contenir les spermatozoïdes. C'est aussi à SIEBOLD que nous devons la première étude comparée du réceptacle chez divers Hyménoptères.

BERLEPSCH (1851, 1856) effectue une série d'expériences, notamment des croisements méticuleux entre races différentes; il obtient des résultats qui sont en parfait accord avec la théorie de DZIERZON, et il répand ces découvertes parmi les apiculteurs.

KÜCHENMEISTER (1857) réfute les idées couramment admises sur la contractilité du réceptacle séminal, la paroi de la capsule étant dépourvue de musculature.

LEUCKART (1858) s'obstine à croire que la paroi est pourvue de musculature, comme chez les Vespides. Il a cependant le mérite de découvrir la musculature du canal séminal, et il constate que le réceptacle est rudimentaire chez les ouvrières d'Abeilles.

LEYDIG (1859, 1867) démontre enfin l'absence de musculature dans la paroi du réceptacle, et il observe que les mouvements tourbillonnants des spermatozoïdes sont indépendants de la musculature du canal ou de la structure du réceptacle.

SIEBOLD (1871) constate que la taille du réceptacle est en relation avec les besoins de la reine en spermatozoïdes.

SANSON (1878) expose à l'Académie des sciences, qu'une reine fécondée, gelée, puis « ramenée à la vie » ne pond plus désormais que des œufs mâles. Il observe que le réceptacle séminal des reines âgées « bourdonneuses » devient transparent (le stock de spermatozoïdes étant épuisé).

Je dois cependant rappeler que la conservation de reines d'Abeilles dans une glacière et l'étude ultérieure de leur descendance, avaient déjà été effectuées précédemment par BERLEPSCH.

BLOCHMANN (1889) établit que la maturation se poursuit de la même manière dans tous les œufs; les œufs mâles ne contiennent pas de spermatozoïdes, tandis que les œufs déposés dans les cellules d'ouvrières sont polyspermiques.

WEISMANN, PAULCKE, PETRUNKEWITCH (1899-1903) confirment et font connaître les découvertes de BLOCHMANN. En 1903, PETRUNKEWITCH compte 16 chromosomes chez l'Abeille (il considère encore ce nombre comme diploïde).

BUTTEL-REEPEN (1905) fut un observateur attentif et objectif qui défendit la théorie de DZIERZON.

BRESSLAU (1906) découvrit enfin la structure et le mécanisme du réceptacle séminal de l'Abeille, et démontra qu'il fonctionne comme une pompe (Spermapumpe).

MEVES (1904-1907), MARK & COPELAND (1906), DONCASTER (1907) étudièrent les divisions des spermatocytes, et démontrèrent que les spermatides contiennent le même nombre de chromosomes que les spermatogonies.

CUÉNOT (1909) reprend avec beaucoup plus de soin que nombre de ses prédécesseurs, la fameuse expérience de croisements entre femelle d'une race et mâle d'une autre race. Comme BERLEPSCH (1856) et SIEBOLD (1864), il confirme à son tour la théorie de DZIERZON.

ADAM (1913) complète et rectifie quelque peu les découvertes de BRESSLAU sur la musculature et le fonctionnement du réceptacle séminal. Il compare la structure de cet organe dans divers groupes d'Hyménoptères.

NACHTSHEIM (1913) fait simultanément une mise au point judicieuse des connaissances valables acquises à son époque. Il étudie pour la première fois en détail l'aspect des chromosomes dans les noyaux mâles et femelles. *Le fuseau de division de l'œuf vierge ne contient que le nombre haploïde de 16 chromosomes, le fuseau de l'œuf fécondé en contient 32, donc la division réductionnelle avorte dans la spermatogenèse.* Souvent, les cellules somatiques sont polyploïdes, avec 32, 64 chromosomes. NACHTSHEIM conclut (en 1913!) que *ses recherches ont apporté la preuve formelle de la théorie de DZIERZON.*

ONION (1912, 1914) et JACK (1916) démontrent que chez une race sud-africaine d'*Apis mellifica* L., les ouvrières peuvent être exceptionnellement fertiles, et que les œufs de ces ouvrières se développent parfois en reines comme les œufs fécondés d'une reine accouplée.

Durant les années qui suivirent, les chercheurs ont étudié principalement d'autres Hyménoptères que l'Abeille domestique (*voir ci-dessous*). WHITING (1925-1945) découvrit notamment l'existence exceptionnelle de mâles biparentaux chez *Habrobracon juglandis* ASHM. et publia ses fameuses théories sur les allèles multiples et l'origine génique du sexe (*cf.* chapitre précédent). D'après les découvertes de WHITING, l'haploïdie déterminerait seulement indirectement le sexe mâle, mais ces travaux n'invalident pas la théorie de DZIERZON. On cherche actuellement à accorder les idées de WHITING avec les connaissances acquises concernant l'Abeille domestique.

SANDERSON & HALL (1948, 1951), RIS & KERR (1952), ont repris l'étude des chromosomes de l'Abeille, et confirmé que, chez le faux-bourdon il en existe 16 à tous les stades du développement des spermatozoïdes. Chez la femelle, il y a 32 chromosomes dans l'ovogonie, et 16 dans l'ovocyte après réduction. Rien ne prouve l'existence de chromosomes sexuels. La théorie de l'haplo-diploïdie peut expliquer à elle seule la détermination du sexe chez l'Abeille. Enfin, SANDERSON & HALL ont rectifié quelques erreurs de NACHTSHEIM sur la forme et l'association des chromosomes.

TABER (1954) constate l'existence d'accouplements multiples chez ce même insecte : parfois, la reine s'accouple avec plusieurs mâles au cours d'un même vol nuptial.

Enfin, RUTNER (1956) démontre que les spermatozoïdes ne sont

pas emmagasinés dans le réceptacle par chimiotactisme, mais par une combinaison de mouvements actifs et passifs de l'abdomen.

Les chercheurs qui ont utilisé l'Abeille comme objet de leurs investigations, n'ont peut-être pas choisi l'insecte le plus facile à étudier, l'organisation sociale étant particulièrement complexe dans la ruche, et très sensible aux interventions des expérimentateurs. Toutefois, parmi les belles découvertes énumérées ci-dessus, il n'en est point qui infirme la théorie de DZIERZON. Dans les cas où cette théorie n'est pas valable, d'autres explications doivent naturellement venir la compléter, ce qui ne diminue en rien sa valeur.

En conclusion, il semble que la mystérieuse propriété qu'ont certains Hyménoptères de « disposer du sexe de leurs descendants », s'expliquerait de la manière suivante : en réponse à certaines stimulations, la femelle actionne ou non la pompe spermatique, ce qui détermine la fécondation ou la non-fécondation de son œuf : ainsi, l'œuf en question donnera naissance à un descendant femelle ou mâle.

B. LE SEXE A LA DISPOSITION DE LA MÈRE » CHEZ LES AUTRES HYMÉNOPTÈRES.

Je passerai maintenant en revue les cas où le sexe est le plus manifestement « à la disposition de la mère » (selon l'expression de FABRE), à savoir les cas où la femelle détermine le sexe de ses descendants au moment de la ponte, en fonction apparemment de la *quantité de nourriture disponible, de la taille de l'hôte ou de la cellule* destinée à abriter le descendant.

Ce phénomène remarquable s'observe chez de nombreux Hyménoptères, sociaux, nidifiants, prédateurs ou parasites appartenant à différentes familles.

En 1864 déjà, SCHLEIP constatait que les femelles de *Chalicodome* (*Megachile muraria* F.) construisent des cellules de tailles différentes, les grandes cellules contenant une plus grande quantité de nourriture et donnant des femelles, tandis que les cellules les plus petites et les moins approvisionnées abritent des mâles.

FABRE (1879-1890) fit à son tour de nombreuses observations précises et méthodiques qui mirent en évidence des phénomènes du même ordre chez diverses *Apidae* appartenant aux genres *Osmia* PANZ. et *Anthidium* F. Chez plusieurs espèces d'Osmies, chez *O. cornuta* LATR. notamment, la femelle pond des œufs fécondés femelles dans de grandes cellules, et des œufs mâles dans des cellules plus petites contenant moins de nourriture. De plus, les cellules de mâles sont situées à l'entrée du nid, tandis que les cellules de femelles sont placées en profondeur. Ce phénomène est en relation avec la protandrie des mâles qui se développent plus rapidement et quittent le nid avant les femelles. Lorsqu'une Osmie pond dans plusieurs tiges de roseaux

de faible longueur, elle dépose alternativement des œufs femelles au fond, puis des œufs mâles à l'extérieur, ceci successivement dans chaque roseau.

Chez *Anthidium 7-dentatum* LATR. et *A. bellicosum* LEP., FABRE a démontré que les œufs femelles sont pondus au fond des coquilles d'*Helix*, tandis que les œufs mâles sont déposés près de l'entrée où l'espace est le plus grand : or, il se trouve que chez les Anthidies en question, contrairement aux Osmies, les mâles sont précisément plus gros que les femelles !

FABRE considérait la théorie de DZIERZON comme très simple, lucide, séduisante..., mais il ne lui témoignait aucune sympathie. Il s'obstina à nier l'origine parthénogénétique des mâles, car il avait observé que certains œufs, apparemment normaux, pondus dans les dernières cellules ne se développaient pas. *Ces œufs n'éclosent pas*, disait-il, *parce qu'ils n'ont pas été fécondés. Ainsi périrait tout animal ou végétal qui n'aurait pas reçu l'imprégnation vivifiante.*

En 1892, NICOLAS confirma les observations de FABRE, et rejeta à son tour la théorie de DZIERZON.

Les recherches de POPOVICI-BAZNOSANU, en 1909, confirment à leur tour celles de FABRE et de NICOLAS : *D'après mes recherches, je confirme la tendance des espèces bicornis, cornuta, adunca à produire d'abord des femelles et puis des mâles, mais sans régularité absolue, puisque j'ai constaté souvent le mélange des sexes...*

C'est en 1899 et 1912 seulement, que CUÉNOT et SCHLEIP révisèrent les observations de leurs prédécesseurs en les accordant avec la théorie de DZIERZON.

En 1924, DESCY étudia à nouveau quelques espèces d'Osmies. Il les fit pondre dans des tubes pourvus d'un piston qui permettait de rétrécir à volonté le volume des cellules. Or, l'Osmie rétablissait le volume primitif de la cellule modifié par un tel artifice. Elle agissait « comme si elle voulait absolument un volume déterminé pour le logis de son œuf ». DESCY observa également qu'une femelle vierge construit seulement de petites cellules; il en conclut que l'insecte détermine le sexe de son œuf, et construit une cellule de tel ou tel type, suivant que son réceptacle séminal contient ou non des spermatozoïdes : *du sperme dans la poche séminale, grandes cellules; pas de sperme, petites cellules.* Toutefois, cette théorie de DESCY n'est assurément pas valable dans tous les cas : elle est en contradiction avec certaines expériences de FABRE (pontes successives dans plusieurs nids de petite dimension), expériences qui ont pourtant été maintes fois confirmées.

Chez les *Philanthus* F., *Tachytes* PANZ. et *Cerceris* LATR., Hyménoptères de la famille des Sphégides, les œufs femelles sont également pondus dans de grandes cellules richement approvisionnées. FABRE a démontré que si l'on intervertit les rations de nourriture déposées

dans les cellules, on ne modifie en rien le sexe « prédestiné » des œufs : on obtient seulement des mâles de forte taille, et des femelles malingres.

En 1892, VERHOEFF découvrit des phénomènes du même ordre chez le *Crabo capitosus* SHUK. Il observa que les premiers nids creusés sont les plus profonds, et contiennent notamment les cellules les plus spacieuses d'où sortiront des femelles.

Des faits analogues sont à nouveau signalés par BORDAGE en 1912, chez *Pison argentatum* SHUK., et surtout chez *Trypoxylon scutifrons* SAUSS.

En 1935, VERGNE constate que la ponte du *Philanthus triangulum* F. débute toujours par des mâles; puis une ou deux femelles sont disposées dans chaque nid, les derniers œufs pondus pouvant être parfois des mâles.

Chez les *Vespidae*, MARCHAL a démontré en 1896 que la reine de *Vespula germanica* F. possède au moins à partir de la fin de la première quinzaine de septembre le pouvoir de déterminer à coup sûr le sexe femelle des œufs qu'elle pond dans les grandes cellules, constituant les gâteaux inférieurs, et qu'au contraire dans les petites cellules, elle pond indifféremment des œufs femelles ou mâles. Pour rendre compte de ce fait, on ne peut admettre actuellement que le principe de la théorie de DZIERZON.

Chez les parasites, le cas des *Tiphia* F. est devenu classique depuis les travaux de BRUNSON (1934-1937). Cet auteur a démontré que *T. popilliavora* ROH. pond principalement des œufs femelles sur les larves du troisième stade du Coléoptère *Popillia japonica* NEW., et des œufs mâles sur les larves du premier stade. BRUNSON a interverti les œufs de *Tiphia* pondus sur des larves de stades différents, sans modifier pour autant la destinée première de l'œuf.

Le même phénomène a été signalé par TAYLOR (1937) chez les Chalcidiens *Pleurotropis parvulus* FERR. et *Elasmus hispidarum* FERR., parasites de chenilles mineuses. Ici également, on obtient un plus grand nombre de parasites femelles à partir de chenilles du troisième stade.

Chez un *Metaphycus* africain introduit en Californie, FLANDERS (1939) a lui aussi observé que la femelle pond des œufs fécondés femelles dans les *Saissetia oleae* BERN., de 1 1/3 à 2 1/2 mm, et des œufs vierges mâles dans les individus mesurant 1 mm.

On connaît aussi des cas analogues chez les *Braconidae* : en effet, d'après HOLDAWAY & SMITH (1932), chez *Alysia manducator* PANZ., parasite de pupes de Diptères, les femelles se développent aux dépens des pupes les plus grandes, tandis que les mâles sortent des plus petites.

Enfin, en 1913, CHEWYREUV a signalé que le sexe serait « à la disposition de la mère » chez les *Ichneumonidae* du genre *Pimpla* F. Je reviendrai sur ce dernier cas dans le paragraphe C.

CHEWYREUV a également observé que chez certaines *Ichneumo-*

nides *Campoplex* FÖRST. (recte *Dusona* CAM.) et *Exenterus* HTG. spp., une forte majorité des femelles sont issues des hôtes les plus grands.

J'ajouterai que parmi les Hyménoptères « disposant du sexe de leurs descendants », dont les chromosomes ont été étudiés, on ne connaît pas d'espèce chez qui les mâles résultent normalement d'œufs fécondés. Les mâles en question sont haploïdes, tandis que les femelles possèdent un stock de chromosomes diploïde (voir chapitre 12).

Nous avons notamment $N = 16$, $2N = 32$ chez *Apis mellifica* L. (NACHTSHEIM 1913) et chez *Osmia cornuta* LATR. (ARMBRUSTER 1913). Chez le Chalcidien *Melittobia chalybii* ASHM., SCHMIEDER (1938) a découvert chez le mâle le nombre haploïde de 5 chromosomes, tandis que le nombre diploïde de 10 s'observe dans l'œuf fécondé. SCHMIEDER conclut de ses recherches que la détermination du sexe semble suivre la théorie de DZIERZON, sauf que, chez *Melittobia*, l'haploïdie a généralement un effet léthal.

Nous voyons que les nombreuses observations faites par des auteurs sérieux sur le déterminisme du sexe chez les Hyménoptères les plus divers, sont en complet accord avec la théorie de DZIERZON, comme c'est aussi le cas en ce qui concerne l'Abeille domestique.

C. LE CAS DES *Ichneumonidae Pimplinae*.

En 1913, CHEWYREUV publia un travail devenu classique sur : *Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des Ichneumonides*. Il étudia la répartition des sexes chez les deux espèces de grande taille *Pimpla instigator* F. et *Apechthis compuncator* L. (= *brassicariae* PODA), de même que chez *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) et *A. capulifera* KRIECHB. qui sont des Pimplines de plus petite taille.

Lorsqu'il présentait à ces parasites des chrysalides de grande taille (*Sphinx* L., *Saturnia* SCHRK., *Gastropacha* O.), les femelles y déposaient des œufs qui produisaient des descendants femelles. Par contre, les chrysalides de *Pieris* SCHRK., *Bupalus* LEACH, *Panolis* HB. qui sont sensiblement plus petites, contenaient des parasites mâles en majorité. Si l'on n'offre aux femelles que des nymphes de grande taille, on peut tout à fait éliminer le sexe masculin de la descendance de ces femelles ; au contraire, au cas où l'on ne met à la disposition des femelles, que des nymphes de petite taille, on n'arrive pas à éliminer tout à fait de leur descendance le sexe féminin, on n'obtient qu'une prépondérance de mâles... CHEWYREUV ayant également observé que des femelles de *Pimplinae* non fécondées produisent exclusivement des œufs mâles, il en conclut que « la femelle fécondée pond aussi des œufs non fécondés, et que ce sont ces œufs qui fournissent des mâles. C'est la seule interprétation possible... »

En 1935, SEYRIC critique sévèrement, et sans fondement, les observations de CHEWYREUV : *Il est impossible d'admettre*, écrit-il,

que la femelle qui pond un œuf dans une chrysalide, sache qu'elle a affaire à une chrysalide de telle ou telle taille, et qu'elle en déduise la manière de pondre son œuf dedans. Les chrysalides lui sont d'ailleurs très souvent cachées dans la nature (sinon dans les expériences de CHEWYREUV), soit par un cocon, soit par des feuilles attachées ensemble... Il nous semble impossible d'admettre sans autre explication la théorie simpliste telle que CHEWYREUV l'a exposée. SEYRIG termine sa note en faisant appel à la théorie de la « Host selection », selon laquelle des parasites ayant vécu dans un hôte donné auraient tendance à y revenir pour pondre leurs œufs. Les grandes femelles « confieraient » tout naturellement leurs œufs à de grandes chrysalides, alors que les petites femelles, moins attractives pour les mâles, resteraient vierges et déposeraient leurs œufs dans de petites chrysalides.

Les hypothèses proposées par SEYRIG n'étaient pas nouvelles : elles avaient déjà été suggérées par KAWALL en 1870, qui se demandait alors si les petites chrysalides d'*Hyponomeuta* ne seraient pas attaquées exclusivement par de petites femelles de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.).

Immédiatement après la parution du travail de SEYRIG, VANDEL (*ibid.* 1935) souligna la grande généralité chez les Hyménoptères, des phénomènes observés par DZIERZON, FABRE & CHEWYREUV. Il ajoute avec raison, que l'interprétation de SEYRIG, même au cas où elle s'appliquerait aux *Pimpla*, ne saurait être généralisée...

En réalité, même en ce qui concerne les *Pimpla* F., la note de SEYRIG (qui ne repose sur aucune base expérimentale) me paraît très critiquable et dénuée de fondement pour les raisons suivantes : tout d'abord, les mâles si nombreux en certaines saisons, recherchent avec ardeur, et fécondent aussi bien les femelles de petite taille que les grandes femelles. A part quelques individus récoltés à l'approche de l'hiver (*cf.* chapitre 9 B), toutes les femelles que j'ai capturées dans la nature durant la belle saison étaient fécondées, quelle que fût leur taille.

Je rappelle également (*voir* chapitre 9), que les mâles se rassemblent autour des chrysalides, s'apprêtant à féconder les femelles encore enfermées à l'intérieur, dès qu'elles se libéreront. Il est donc fort improbable que des femelles de *Pimplinae* pondent normalement dans la nature avant d'être fécondées, comme le pensait SEYRIG.

En outre, il serait plus rationnel d'admettre que les femelles, grandes ou petites, pondent dans des chrysalides de toutes les tailles. J'ai même obtenu *in natura*, des mâles d'*Itopectis maculator* F. hyperparasites de minuscules cocons de *Bathyplectes* FÖRST. (= *Canidiella* ASHM.) sp.

On peut se demander également d'où proviennent les petites femelles de *Pimplines* dont parle SEYRIG ! En effet, d'après cet auteur, les petites femelles en question ne seraient pas fécondées et déposent

raient des œufs vierges dans les petites chrysalides; ces dernières ne pourraient donc abriter que des mâles. En réalité, dans la nature comme dans les élevages, les femelles de petite taille sont issues d'œufs pondus par des femelles de toutes les tailles, et leur existence s'explique comme suit :

1° Des femelles de grande taille peuvent pondre des œufs fécondés dans les petites chrysalides (CHEWYREUV l'avait déjà signalé en 1913);

2° A certaines périodes, comme nous le verrons dans le chapitre 17 B, les *Pimplinae* pondent souvent des œufs fécondés dans n'importe quel hôte;

3° Des femelles de petite taille peuvent également sortir de grandes chrysalides défectueuses ou partiellement dévorées par la « mère » au moment de la ponte.

Toutes les observations que j'ai faites au laboratoire, et qui sont exposées dans les chapitres suivants, confirment les observations et les interprétations de CHEWYREUV. De plus, elles les complètent, et sont en accord avec la théorie de DZIERZON.

Observation. — Il convient de rappeler que la théorie de DZIERZON n'est pas valable pour tous les Hyménoptères : certains phénomènes complexes qui s'observent dans le cycle à générations bisexuées et agames alternantes chez les Cynipides, ou la parthénogenèse thélytoque, parfois géographique, de certaines Tenthredinides et de divers Hyménoptères parasites, font intervenir d'autres mécanismes que je ne puis étudier dans le présent travail, travail consacré aux Hyménoptères chez qui précisément le sexe de la descendance peut être déterminé selon les principes fondamentaux de la théorie de DZIERZON.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

15. Proportions de mâles et de femelles dans la nature chez diverses espèces d'Ichneumonides

Lorsqu'on désire étudier dans la nature la répartition des sexes chez les Ichneumonides, on se heurte à de nombreuses difficultés. En effet, plusieurs facteurs viennent compliquer l'observation, et les résultats que l'on croit avoir acquis sont souvent trompeurs. Dans le présent chapitre seront exposées quelques données nouvelles qui mettent en évidence plusieurs explications possibles à la prédominance apparente ou réelle de l'un des sexes dans la nature, chez diverses espèces d'Ichneumonides.

1. *Mesostenus grammicus* GRAV. (*Cryptinae*). — En août 1954, je n'ai capturé que des femelles de cette espèce le soir, dans les herbes, au mont des Oiseaux, au-dessus de Hyères (Var). Par contre, à Cap-d'Ail (Alpes-Maritimes) en août 1955, le matin en plein soleil, je n'ai vu que des mâles sur une haie, en bordure d'un jardin cultivé. Chez cette espèce, comme chez la suivante, il se pourrait que les femelles se mettent en chasse de préférence à la tombée de la nuit.

2. *Zaglyptus multicolor* GRAV. (*Pimplinae*). — J'ai capturé un grand nombre de mâles appartenant à cette espèce, sur des buissons de lierre, en plein soleil, au plateau Saint-Michel, au-dessus de Menton. Par contre, les femelles ne sortaient des buissons de lierre que le soir au coucher du soleil. Une seule d'entre elles fut capturée l'après-midi, immobile sur une feuille.

3. *Alomya debellator* F. et *A. semiflavus* STEPH. (*Tryphoninae*). — Les femelles de ces espèces passent pour être rares : parmi les nombreux exemplaires de ma collection, je ne possède guère qu'une femelle pour 9 mâles.

4. *Ophion impressus* THNBG. (= *ventricosus* GRAV.) (*Ophioninae*). — En plein jour, les mâles de cette Ichneumonide parcourent les fourrés du bois de Vincennes où ils pullulent au premier printemps. Toutefois, parmi les innombrables individus observés, je n'ai jamais vu une seule femelle.

5. *Cymodusa ancilla* SEYRIG (*Ophioninae*). — De même, parmi les 17 exemplaires de *C. ancilla* SEYR. capturés par moi en 1951, 1952 et 1955 à Menton et Cap-d'Ail, il y avait 15 mâles et 2 femelles.

Je ne pense pas devoir allonger la liste des cas analogues qui relèvent sans doute de facteurs éthologiques.

6. *Nemeritis canescens* GRAV. (*Ophioninae*). — Un phénomène très particulier semble régler le sexe ratio chez *N. canescens* GRAV. : on sait en effet que cette Ichneumonide se reproduit facilement au laboratoire par parthénogenèse thélytoque, aux dépens de l'*Ephestia kühniella* z. Seul un nombre extrêmement réduit de mâles ont été observés par ceux qui ont élevé *N. canescens* GRAV. au laboratoire. En 1937 notamment, HASE a publié un travail intéressant sur le mâle de l'Ichneumonide en question. Cet auteur obtint 9 mâles en élevant des femelles sur des hôtes divers entre lesquels elles pouvaient choisir. Dans le cas présent, la parthénogenèse et le sexe ratio pourraient dépendre de la nourriture plus ou moins variée absorbée par les larves. D'autre part, l'absence de mâles serait géographique (parthénogenèse géographique de VANDEL 1931). Toutefois, la parthénogenèse géographique, du moins en ce qui concerne *N. canescens* GRAV., n'est peut-être qu'une apparence, la vraie cause du phénomène étant sans rapport avec la répartition géographique (voir aussi : FLANDERS 1945).

Quoi qu'il en soit, en automne 1951, en été 1952 et 1955, j'ai

capturé 25 exemplaires de cette Ichneumonide à Cap-d'Ail et à Menton. Nombre d'entre eux volaient à la fin de l'après-midi au-dessus des buissons de lierre du plateau Saint-Michel en compagnie des *Zaglyptus* dont il vient d'être question (n° 2). Or, parmi les 25 spécimens capturés, spécimens en tous points semblables à ceux élevés au laboratoire à Paris, il y avait 17 mâles et seulement 8 femelles !

7. *Agrypon flexorius* THNBG. (= *Labrorhychus tenuicornis* GRAV.) (*Ophioninae*). — A la fin d'octobre et en novembre 1952, j'ai capturé 8 femelles de cette Ophionine dans les herbes du plateau Saint-Michel, au-dessus de Menton, mais aucun mâle. Par contre, au même endroit, en août 1955, j'ai observé et récolté de nombreux individus dont 60 % étaient des mâles ! Ce phénomène serait-il dû au fait que les mâles disparaîtraient plus tôt que les femelles à la fin de l'été ?

8. *Pimpla contemplator* MÜLL. et *Itoplectis maculator* F. (*Pimplinae*). — J'ai déjà signalé que ces *Pimplinae* présentent une protandrie très nette au printemps, et que par contre, on ne trouve plus que des femelles en automne. J'ai aussi observé que les femelles de ces Ichneumonides se concentrent souvent dans le bois de Vincennes en des endroits très précis, sous certains arbres particulièrement envahis de *Tortrix viridana* L. (pour les *Itoplectis* FÖRST.), ou en bordure de petites clairières ensoleillées (en automne surtout pour les *Pimpla* F., cf. chapitre 2).

Tous ces exemples prouvent que la proportion réelle des sexes chez une espèce donnée, peut difficilement être étudiée à la faveur de récoltes effectuées dans la nature. J'ai donc entrepris de nombreux élevages, au laboratoire d'évolution, et fait diverses expériences dont les résultats seront exposés dans les chapitres qui suivent.

16. Élevages effectués au laboratoire et difficultés rencontrées.

Été comme hiver, depuis 1953, j'ai étudié la descendance de plus de 350 femelles appartenant aux 10 espèces énumérées dans le chapitre 1 B. De nombreuses difficultés se sont présentées, qui rendirent inutilisable la moitié de mes élevages :

1. Les femelles mouraient souvent prématurément, de sorte que l'étude de leur descendance ne pouvait présenter qu'un intérêt limité. D'une manière générale, dans le présent exposé, je tiendrai compte seulement des femelles qui pondirent durant plusieurs semaines, et qui eurent plusieurs dizaines de descendants.

2. Une autre difficulté fut que des femelles accouplées ne produisirent que des descendants mâles, l'accouplement n'ayant pas été suivi de fécondation (voir chapitre 9).

3. Les hôtes se sont parfois révélés défectueux, inadéquats ou réfractaires (cf. chapitre 7).

4. En vieillissant, les élevages périclitent, la fertilité et la longévité des parasites diminuent au point que de nouvelles souches doivent être recherchées.

5. Les résultats des expériences n'apparaissent qu'au moment où tous les descendants sont éclos, et après que les tableaux de pontes ont été établis, c'est-à-dire bien après la mort de la femelle pondreuse. Il n'est donc guère possible d'étudier directement l'état des organes au moment où tel ou tel phénomène se manifeste. Dans certains cas, seules des hypothèses pourront être proposées.

Malgré ces difficultés, deux méthodes de travail étaient susceptibles de faire progresser les recherches entreprises : d'une part il était possible de faire pondre un grand nombre de femelles dans des circonstances peu variées, et d'étudier statistiquement les résultats obtenus. Mais il était également possible de faire pondre un petit nombre de femelles dans les circonstances les plus variées, et de comparer entre eux les résultats d'expériences très diverses. J'ai choisi cette dernière méthode de travail qui m'a paru plus intéressante pour l'étude d'un domaine encore peu exploré.

La comparaison des résultats ainsi obtenus nous permettra parfois de connaître indirectement, ou de supposer les phénomènes secondaires qui n'ont pu être étudiés en détail. Quoi qu'il en soit les présentes recherches ne peuvent être considérées que comme un débroussaillage du problème.

17. Pontes dans des hôtes presque exclusivement de grande taille ou exclusivement de petite taille.

Dans les expériences qui vont être présentées, j'admettrai qu'un hôte est de grande taille lorsqu'il dépasse la taille du parasite (et inversement pour un hôte de petite dimension). Il est évident que les limites définissant un hôte de grande ou de petite taille sont quelque peu arbitraires : j'ai donc utilisé dans mes expériences, des hôtes ayant autant que possible des tailles extrêmes, à savoir des hôtes beaucoup plus grands ou beaucoup plus petits que les parasites étudiés. Un hôte tel que *Tenebrio molitor* L. est grand pour *Pimpla contemptor* MÜLL. ou les *Itopectis* FÖRST., mais il est petit pour *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), *P. instigator* F. et les *Apechthis* FÖRST.

Des chrysalides appartenant à une même espèce peuvent être soit de grande taille, soit de petite taille lorsqu'on utilise les individus extrêmes : par exemple, des chrysalides d'*Ephestia* mesurant 7 mm sont petites pour une femelle de *P. contemptor* MÜLL. de 8 mm, mais lorsqu'elles atteignent 9 mm, elles sont grandes pour cette même femelle.

A. PONTES DANS DES HÔTES DE GRANDE TAILLE.

La femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 2, capturée dans le bois de Vincennes, pondit au laboratoire du 1^{er} mai au 4 juillet 1953. Je lui présentai presque exclusivement des chrysalides de *Pieris brassicae* L. qui sont de grande taille par rapport à elle. Seules quelques petites chrysalides de *Tortrix viridana* L. et quelques nymphes de *Tenebrio* furent offertes de temps à autre à la femelle de *P. turionellae* L. n° 2.

Celle-ci pondit des œufs fécondés en grand nombre, jusque dans sa dernière victime. Deux petites chrysalides de *Tortrix* donnèrent également des parasites femelles. Quatre mâles seulement sont issus de cette ponte : tous sortirent de petits hôtes, *Tortrix* ou *Tenebrio*.

La femelle de *P. turionellae* L. n° 17, « fille » de la précédente, éclore et fécondée au laboratoire, pondit exactement dans les mêmes conditions. Comme la femelle n° 2, elle déposa des œufs fécondés jusqu'à la fin de sa vie. Mais cette fois-ci, 4 mâles sont sortis de grandes chrysalides de *Pieris* SCHRK. La femelle n° 17 avait donc une moins forte tendance que la précédente, à féconder ses œufs déposés dans les hôtes de grande taille.

Les mêmes phénomènes s'observent chez les autres espèces : la femelle de *P. contemplator* MÜLL. (= *turionellae* auct. nec L.) n° 8, capturée dans le bois de Vincennes, pondit dans des chrysalides d'*Euproctis phaeorrhaea* DON. et de *Lypotigris ruralis* SCOP. Ces chrysalides sont de grande taille pour *P. contemplator* MÜLL. qui est sensiblement plus petite que *P. turionellae* L. Or, la femelle n° 8 pondit des œufs fécondés jusqu'au jour de sa mort. Deux petites chrysalides d'*Ephesia* parasitées par cette femelle donnèrent elles-mêmes des *Pimpla* femelles. Un unique mâle sortit d'une chrysalide d'*Euproctis* à la fin de la ponte.

Je citerai encore le cas des femelles d'*Itopectis maculator* F. nos 19, 31 et 77 (ces deux dernières écloses et fécondées au laboratoire), qui pondirent exclusivement dans des nymphes de *Tenebrio* ou dans des chrysalides d'*Euproctis phaeorrhaea* DON. Ces deux hôtes sont plus grands que la taille moyenne des *Itopectis* FÖRST. Il en résulte que tous les descendants des femelles n° 19, 31 et 77 étaient femelles sans exception (voir tableau 1).

Par contre, la femelle d'*Itopectis alternans* GRAV. n° 15, qui pondit exactement dans les mêmes conditions et qui produisit 24 descendants aux dépens de *Tenebrio* et d'*Euproctis*, donna naissance à 7 mâles, tous issus de *Tenebrio* (nous reparlerons de cette ponte dans le chapitre 19). La femelle n° 15 avait été capturée dans le bois de Vincennes.

Conclusions. — Cette première série d'expériences met en évidence les phénomènes suivants :

1. Une femelle de *Pimplinae* est parfois capable de produire exclusivement des descendants femelles, comme CHEWYREUV l'avait déjà observé en 1913.

2. Il existe cependant d'importantes différences individuelles. Certaines femelles produisent plus de descendants mâles que les autres, dans des circonstances identiques. De nouvelles observations le confirmeront dans les chapitres qui suivent.

3. Ces différences mises à part, nous retrouvons les mêmes phénomènes fondamentaux chez toutes les espèces parasites étudiées.

TABLEAU 1

Ponte de l'*Itoplectis maculator* F. n° 77 (obtenue de chrysalide de *Lypotigris ruralis* SCOP., accouplée le 23 septembre 1953 à 1 ♂), dans *Tenebrio* isolés et *Ephestia* en fin de ponte.

Date de la ponte (1953-54)	Numéro de la ponte	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu	Date de la ponte (1953-54)	Numéro de la ponte	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu
21 XI	1		21 XII	20	
23 XI	2	♀	23 XII	21	♀
25 XI	3	♀	24 XII	22	♀
27 XI	4		6 I	23	♀
27 XI	5		8 I	24	♀
3 XII	6		8 I	25	
5 XII	7		12 I	26	♀
7 XII	8		14 I	27	♀
9 XII	9		15 I	28	nymphe morte
10 XII	10	♀			
11 XII	11		21 I	29	♀
12 XII	12		22 I	30	
14 XII	13	♀	27 I	31	
15 XII	14	♀	28 I	32	♀
16 XII	15	♀	30 I	33	prénymphe morte
17 XII	16	♀			
18 XII	17	♀	1 II	34	
19 XII	18		1 II	35	
21 XII	19	♀			

Date de la ponte (1953-54)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu
1 II	36	dans 15 <i>Ephestia</i>	nymphe morte et 1 ♀
3 II	37	1 <i>Tenebrio</i>	
4 II	38	1 <i>Ephestia</i>	♀
11 II	39	15 <i>Ephestia</i>	♀
13 II	Mort de la ♀ n° 77		

B. PONTES DANS DE PETITS HÔTES.

CHEWYREUV a remarqué que les femelles de *Pimplinae* déposent dans les petits hôtes, une majorité d'œufs mâles, mais aussi un certain nombre d'œufs femelles lorsqu'elles n'ont aucun hôte de grande taille à leur disposition.

En réalité, dans les élevages, on peut observer tous les inter-

médiaires entre des pourcentages d'œufs fécondés très faibles ou très élevés dans les hôtes de petite taille : nous verrons que ces variations peuvent ne pas dépendre uniquement de la réponse du parasite au facteur « taille ».

Les femelles de *Pimplinae* capturées dans la nature durant la belle saison produisent généralement un fort pourcentage de descendants femelle, même dans les hôtes de petite taille qui leur sont offerts. Tel fut notamment le cas des femelles de *P. contemplator* MÜLL. n^{os} 140 et 256 provenant du Bois de Vincennes, qui produisirent 31 descendants femelles et seulement 3 mâles dans des chrysalides d'*Ephestia*. De même, les femelles d'*Itopectis alternans* GRAV., n^{os} 144 et 291 produisirent 32 descendants femelles et 12 mâles...

Des observations analogues ont été faites par CUSHMAN (1913), chez *Calliephialtes messor* GRAV., HOLLOWAY (1934) chez *Macrocentrus ancyliivorus* ROH., BRADLEY & BURGESS (1934) chez *Cremastus flavo-orbitalis* CAM., SIMMONDS (1947) chez *Aenoplex carpocapsae* CUSH., etc. Les parasites récoltés dans la nature et introduits au laboratoire ont un sexe ratio élevé, qui décroît plus ou moins rapidement au cours des générations suivantes. Ce phénomène, sans rapport direct avec la réponse de la femelle à la taille de l'hôte, n'est pas encore complètement éclairci : il peut avoir plusieurs causes, dont la principale serait la stérilisation des mâles dans les conditions de laboratoire. *Les accouplements apparemment normaux sont infructueux* (SIMMONDS 1947). Nous avons vu (chapitre 9), que les mêmes phénomènes se produisent chez les *Pimplinae*.

Si les femelles capturées dans la nature pondent souvent, même dans de petits hôtes, un fort pourcentage d'œufs fécondés diploïdes, les femelles écloses et accouplées au laboratoire produisent également, quoique dans une moindre proportion, un certain pourcentage de descendants femelles lorsqu'on leur présente exclusivement des chrysalides de petite taille. Ce phénomène n'avait pas échappé à CHEWYREUV en 1913.

La femelle de *P. turionellae* L. n^o 13, éclore au laboratoire, qui pondit exclusivement dans des nymphes de *Tenebrio* (hôte de « petite » taille), produisit 9 descendants mâles et une seule femelle. La femelle n^o 135 (même espèce, tableau 2), éclore le 8 mai, pondit du 17 mai au 6 juillet 1954, elle aussi exclusivement dans des nymphes de *Tenebrio*. Elle produisit 44 descendants dont 7 seulement étaient du sexe femelle. Voyez également la ponte de la femelle n^o 193 (tableau 3) qui pondit dans des conditions analogues.

Or, les femelles capturées dans la nature et introduites au réfrigérateur à 4 °C durant deux mois environ, produisent, tout comme celles écloses et accouplées au laboratoire, un pourcentage accru de descendants mâles dans les petits hôtes : quelque 50 à 70 % de mâles sont issus notamment des femelles de *P. contemplator* MÜLL. n^o 313,

TABLEAU 2

Ponte de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 135 (obtenue le 8 V de *Tenebrio*, accouplée à 1 ♂). dans nymphes de *Tenebrio* isolées.

Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Nbre de papiers enve-loppant l'hôte	2 ^e géné-ration : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte	Numéro de la ponte	Nbre de papiers enve-loppant l'hôte	2 ^e géné-ration : sexe du parasite obtenu
17 V	1	1	larve morte	21 VI	37	1	larve morte
19 V	2	3	<i>id.</i>	21 VI	38	1	♂
27 V	3	1	♂	21 VI	39	1	♀
27 V	4	3		22 VI	40	3	larve morte
2 VI	5	3	♂	22 VI	41	3	♂
2 VI	6	1	larve morte	23 VI	42	1	larve morte
2 VI	7	3	♂	23 VI	43	1	
3 VI	8	3	♂	24 VI	44	3	♀
3 VI	9	1	♂	24 VI	45	3	♀
3 VI	10	3	♂	24 VI	46	3	♂
4 VI	11	1	♂	26 VI	47	1	♂
5 VI	12	3	♂	26 VI	48	1	larve morte
5 VI	13	1		26 VI	49	1	♂
7 VI	14	3	♂	28 VI	50	3	♂
8 VI	15	3	♂	28 VI	51	3	♂
8 VI	16	1	♂	28 VI	52	3	
10 VI	17	3	larve morte	29 VI	53	1	♂
10 VI	18	3	♂	29 VI	54	1	♀
11 VI	19	1	♂ ♀	30 VI	55	1	♂
11 VI	20	1	♂	30 VI	56	3	♂ et larve morte
12 VI	21	1					♀
12 VI	22	3	♂	1 VII	57	3	
12 VI	23	3	♂	1 VII	58	1	
15 VI	24	1	♂	2 VII	59	1	♂
15 VI	25	1		2 VII	60	1	♂
15 VI	26	1	♂	2 VII	61	1	larve morte
16 VI	27	3		3 VII	62	4	♀
16 VI	28	3	♂	3 VII	63	3	♂
16 VI	29	3	♂	3 VII	64	3	♂
16 VI	30	3		5 VII	65	1	
17 VI	31	1	larve morte	5 VII	66	1	♂
19 VI	32	1	♂	5 VII	67	1	
19 VI	33	1	♂	6 VII	68	3	
19 VI	34	3		28 VII	Mort de la ♀ n° 135		
19 VI	35	3					
19 VI	36	3	♂				

Itopectis alternans GRAV. n° 304, etc. qui pondirent dans des *Ephestia* de taille moyenne (8 mm environ). Cette observation est à rapprocher de celle de SANSON (1878), d'après laquelle une reine d'Abeille fécondée, gelée, puis « ramenée à la vie », ne pond plus désormais que des œufs mâles. Les observations en question sont également en accord avec celles de MOURSI (1946) qui mit en évidence des phénomènes du même ordre chez *Mormoniella vitripennis* WLK.

Lorsque des œufs femelles sont pondus dans de petits hôtes, ils peuvent être distribués assez régulièrement durant toute la ponte. Tel fut le cas des femelles n^{os} 83 (*P. turionellae* L.), 192 et 210 (*I. t. europeator* AUB., tableau 9), qui déposèrent régulièrement, jusqu'à leur mort, des œufs mâles ou femelles dans de petites chrysalides.

Toutefois, dans la plupart des pontes, les œufs diploïdes sont déposés dans les petits hôtes durant certaines périodes, en certains « endroits » de la ponte, comme les tableaux ci-joints le mettent en évidence.

En effet, chez quelques femelles de *Pimplinae*, j'ai constaté un pourcentage très élevé de descendants femelles dans de petits hôtes tout au début de la ponte. Tel fut le cas des femelles n^{os} 32, 36, 50, 63 (*P. turionellae* L.) et 312 (*P. contemplator* MÜLL., tableau 4), qui avaient séjourné durant plusieurs mois au réfrigérateur avant de pondre. Par contre, les femelles n^{os} 62, 83, 85, 117 et 135 (*P. turionellae* L., tableaux 2 et 7), qui n'avaient pas séjourné au réfrigérateur, ne présentèrent pas cette particularité. J'aurais peut-être attribué le phénomène observé chez les femelles n^{os} 32, 36, 50 et 63 au long séjour à basse température suivi d'un choc thermique, si deux femelles d'*Itopectis t. europeator* AUB. (n^{os} 196 et 208, tableau 16) n'avaient à leur tour pondu un « excès » d'œufs fécondés au début de leur ponte, ni l'une ni l'autre n'ayant séjourné au réfrigérateur.

La première (femelle n^o 196) produisit seulement deux descendants femelles, 3 jours après le début de la ponte. Ces deux femelles furent suivies de 28 mâles qui se succédèrent sans qu'aucune nouvelle femelle apparût. Cette répartition des sexes tout à fait exceptionnelle est sans doute le résultat de phénomènes « anormaux », d'ordre interne, que nous ne pouvons pas encore expliquer.

Dans la majorité des cas, la période durant laquelle des œufs diploïdes sont déposés en grand nombre dans les petites chrysalides se situe dans la seconde moitié de la ponte : tel fut notamment le cas des femelles n^{os} 85, 117, 135, 199 (*P. turionellae* L., tableaux 2, 7 et 8), 171 (*P. instigator* F.), 193 (*Itopectis t. europeator* AUB., tableau 3). Plusieurs des femelles énumérées ci-dessus ont pondu dans des circonstances particulières, dont nous reparlerons plus loin (chapitre 21). Quoi qu'il en soit, l'existence d'une « période » durant laquelle des œufs diploïdes furent soudain déposés dans de petits hôtes apparaît clairement dans les pontes de ces femelles, et je puis déjà les mentionner dans le présent chapitre.

Un fait intéressant est que dans toutes les pontes énumérées ci-dessus (excepté celle de la femelle n^o 135, tableau 2), la période en question fut suivie d'une autre plus ou moins longue durant laquelle les descendants furent exclusivement mâles jusqu'à la fin de la ponte ! (voyez aussi les tableaux 3 et 11). Un phénomène analogue s'observe chez les Abeilles (reines bourdonneuses, cf. p. 53 et p. 71).

TABLEAU 3

Ponte de l'*Itoplectis europeator* AUB. n° 193 (obtenue le 27 X de *Tenebrio* accouplée à 1 ♂) dans chrysalides d'*Ephestia* isolées. La ponte 13 a exceptionnellement été effectuée dans un paquet de 9 *Ephestia* entassées.

Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu	Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu
1 XI	1	♂	25 XI	34	♂
2 XI	2	larve morte	25 XI	35	♀
3 XI	3	<i>id.</i>	26 XI	36	♂
3 XI	4	♂	27 XI	37	♀
4 XI	5		27 XI	38	♀
5 XI	6	larve morte	29 XI	39	♂
5 XI	7	<i>id.</i>	30 XI	40	♂
8 XI	8	♂	1 XII	41	♂
8 XI	9	♂	1 XII	42	♂
8 XI	10	♂	2 XII	43	♂
9 XI	11	♂	2 XII	44	♂
9 XI	12	♂	3 XII	45	♂
9 XI	13	♀	3 XII	46	♂
10 XI	14	♀	3 XII	47	larve morte
15 XI	15	♂	4 XII	48	♂
15 XI	16	♂	6 XII	49	♂
15 XI	17		6 XII	50	♂
16 XI	18		6 XII	51	
16 XI	19	♂	7 XII	52	♂
16 XI	20	♂	7 XII	53	larve morte
16 XI	21		8 XII	54	♂
17 XI	22		9 XII	55	
18 XI	23		10 XII	56	♂
19 XI	24	♂	11 XII	57	♂
19 XI	25		11 XII	58	♂
19 XI	26	♀	13 XII	59	♂
22 XI	27	larve morte	13 XII	60	
21 XI	28	♂	14 XII	61	
23 XI	29		15 XII	62	♂
23 XI	30	larve morte	16 XII	63	
24 XI	31-32	♀	17 XII	64	
24 XI	33	♂	18 XII	65	
			20 XII	Mort de la ♀ n° 193	

Lorsqu'il existe une période durant laquelle des œufs diploïdes sont distribués dans de petites chrysalides, cette période est souvent de courte durée. Il arrive alors que presque tous les œufs soient subitement fécondés.

Enfin, il arrive que des femelles écloses et accouplées au laboratoire produisent exclusivement des descendants mâles dans les petits hôtes. Ce phénomène qui d'ailleurs peut aussi s'observer lorsque les hôtes sont de grande taille, a déjà été évoqué dans les chapitres 9 et 17 B : la femelle, bien que s'étant accouplée au laboratoire, n'avait pas été fécondée. Dans de telles circonstances, les facteurs externes n'interviennent évidemment plus dans le déterminisme du sexe.

De même, nous constatons que lorsque les femelles de *Pimplines*

pondent soudain en certaines périodes, des œufs diploïdes dans les petites chrysalides, elles ne déterminent plus le sexe de leurs descendants en fonction de la taille de l'hôte.

Interprétations. Étant donné l'impossibilité devant laquelle nous nous trouvons encore, d'étudier avec précision les facteurs d'ordre interne susceptibles de modifier le sexe ratio chez les *Pimplinae*, je ne puis suggérer ici que quelques hypothèses pour expliquer les phénomènes mis en évidence dans les pages qui précèdent :

Les recherches effectuées ont démontré que les femelles capturées dans la nature, où elles sont fécondées dans les meilleures conditions, donnent souvent au laboratoire un fort pourcentage de descendants femelles. On peut donc supposer qu'elles ont reçu une plus grande quantité de spermatozoïdes que les individus fécondés au laboratoire par des mâles souvent plus ou moins stériles. Toutefois, dans la nature, on observe parfois un pourcentage apparemment très élevé de mâles, notamment en été chez *P. contemplator* MÜLL.

Si les femelles avaient tendance à féconder leurs œufs dans la nature avec autant d'assiduité que lorsqu'elles sont introduites au laboratoire, ne devrait-on pas observer un moindre pourcentage de mâles dans la nature? Un fait me semble acquis : les femelles reçoivent dans la nature une quantité importante de spermatozoïdes. Le transfert au laboratoire accompagné de profondes modifications du milieu (nourriture, éclairage, température et humidité) induirait-il les femelles de Pimplines à féconder leurs œufs de façon plus active que dans la nature?

D'autre part, nous savons que lorsqu'une femelle éclore au laboratoire, par exemple la femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 135, pond exclusivement dans des hôtes de petite taille pendant toute sa vie, elle féconde pourtant une partie de ses œufs au bout d'un certain temps. Tout se passe comme si la femelle n° 135, n'ayant pu distribuer plus tôt les spermatozoïdes mis en réserve, les utilisait soudain, et se mettait à féconder à partir d'un certain âge, même les œufs introduits dans de petits hôtes.

Les mêmes observations sont valables pour toutes les femelles qui, durant la seconde moitié de leur ponte, se mettent à féconder pendant une brève période, les œufs qu'elles déposent dans de petites chrysalides (femelles n°s 85, 117, 171, 193, 199). Tout se passe comme s'il y avait soudain écoulement des spermatozoïdes, d'autant plus que cette période éphémère de la ponte est suivie d'une autre durant laquelle les derniers œufs pondus sont tous du sexe mâle.

L'irrégularité et le caractère facultatif de cette période au cours de laquelle les œufs sont brusquement fécondés, m'engagent à admettre qu'il pourrait s'agir d'un phénomène « anormal » : si le muscle compresseur du canal séminal est contracté chez les Hyménoptères supérieurs

lorsque la « pompe à sperme » est en position de repos, comme le suggère ADAM (1913, *cf.* chapitre 11), on peut supposer que chez certaines femelles, le relâchement de ce muscle entraîne, à un certain âge, la fécondation des œufs par suite de l'écoulement anormal des spermatozoïdes. GROBBEN, MARCHAL (1896), etc. ont déjà attribué au mauvais fonctionnement du réceptacle séminal, certains aspects insolites du déterminisme du sexe chez l'Abeille et chez les Guêpes.

On pourrait également se demander si l'apparition d'une période durant laquelle les œufs sont brusquement fécondés, ne résulterait pas d'une altération de la réponse aux stimuli du milieu extérieur chez les femelles âgées (*cf.* THORPE et CAUDLE 1938). Je considère qu'il n'est guère encore possible de résoudre un tel problème avec les moyens dont nous disposons.

On sait aussi que les vieilles reines d'Abeille deviennent « bourdonneuses », c'est-à-dire qu'elles ne produisent plus que des œufs mâles non fécondés. Peut-être serait-il judicieux de comparer cette observation faite chez l'Abeille domestique, avec l'existence de la période terminale durant laquelle les femelles de *Pimplines* ne donnent plus que des descendants mâles.

D'après SANSON (1878) et d'autres chercheurs, nous savons que le réceptacle des Abeilles non fécondées ou âgées, est plus ou moins transparent, aspect qui trahit l'absence de spermatozoïdes. Malheureusement, la capsule des *Pimplinae* est plus épaisse et plus petite : elle est invisible à l'œil nu et ne peut pas être examinée avec autant de facilité que chez l'Abeille, elle est souvent déchiquetée ou arrachée sur les coupes sériées, si bien qu'il est difficile d'apprécier avec certitude si elle contient encore ou non, quelques spermatozoïdes de $12\ \mu$!

Conclusions :

1. Les élevages poursuivis exclusivement aux dépens de petits hôtes donnent des résultats plus variés que les élevages aux dépens d'hôtes de grande taille : quand la *Pimpline* rencontre seulement de petits hôtes, elle féconde toujours une partie plus ou moins importante de ses œufs.

2. Dans certaines pontes, on peut observer des *périodes* au cours desquelles les petits hôtes reçoivent indistinctement des œufs mâles ou femelles, voire exclusivement des œufs femelles.

Ces périodes peuvent se situer au début de la ponte (notamment chez les femelles qui ont séjourné au réfrigérateur), ou plus tard, le plus souvent dans la deuxième moitié de la ponte. Dans ce dernier cas, nous constatons que, passée cette période, la femelle ne pond plus que des œufs mâles. Ce phénomène n'est pas toujours sans relation avec l'âge de la femelle pondeuse.

3. La nature facultative et la position variable de ces périodes permet de supposer que des facteurs « anormaux » d'ordre interne

(peut-être relâchement de la musculature semi-circulaire du canal séminal?) sont à l'origine de tels phénomènes. Le déterminisme du sexe n'est donc pas strictement réglé par des conditions extérieures telles que par exemple, la taille de l'hôte.

Toutes les observations effectuées se complètent et s'accordent pour démontrer que la *quantité de spermatozoïdes actifs* présents dans le corps d'une femelle joue certainement un rôle dans la répartition des sexes chez les descendants. Il n'est malheureusement guère possible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'étudier plus en détail un phénomène d'ordre interne aussi complexe.

Si l'on admet que les résultats hétérogènes obtenus au cours des présentes recherches tiennent à l'importance du facteur quantitatif, quantité de spermatozoïdes reçus, on peut en conclure que les variations de ce facteur quantitatif déterminent des variations qualitatives non proportionnelles de la descendance.

Conclusions générales. En ce qui concerne les relations entre la taille de l'hôte et le sexe de la descendance, les recherches poursuivies au laboratoire ont permis de mettre en évidence les faits suivants :

1. Il existe indubitablement une relation entre la taille de l'hôte et la fécondation ou la non-fécondation de son œuf par la Pimpline. Toutefois, cette relation apparaît plutôt comme un fait statistique, que comme un fait absolu.

2. Chez presque toutes les femelles étudiées, cette relation est en défaut durant certaines *périodes* de la ponte, notamment lorsque les hôtes sont de petite taille. D'accord avec CHEWYREUV, j'ai observé que si la descendance d'une Pimpline peut être constituée exclusivement de femelles dans les hôtes de grande taille, un parasite normalement fécondé ne dépose pas exclusivement des œufs mâles dans les hôtes de petite taille.

3. D'une manière générale, les Pimplines capturées dans la nature donnent au laboratoire une plus forte proportion de descendants femelles que celles qui sont écloses et ont été fécondées dans les élevages. J'attribue cette différence au fait que les conditions dans la nature sont sans doute plus propices à une fécondation normale, que ce n'est le cas au laboratoire. Toutefois, je n'exclus pas que les profondes modifications du milieu, conséquences du transfert de la nature au laboratoire, puissent avoir un retentissement sur le déterminisme du sexe chez les femelles de Pimplines.

4. Un séjour au réfrigérateur, à température constante, semble modifier également la qualité de la descendance : on constate d'une part que les Pimplines ainsi traitées, ont ensuite tendance à déposer des œufs fécondés au début de la ponte même dans de petits hôtes, on observe d'autre part, que le pourcentage total de descendants femelles tend à diminuer.

Donc, si la taille de l'hôte peut déterminer la fécondation ou la non-fécondation de l'œuf chez les *Pimplinae*, d'autres facteurs interviennent également. Plusieurs semblent être d'ordre interne.

La difficulté d'obtenir un « matériel » homogène m'est apparue comme le plus gros obstacle à surmonter pour l'étude expérimentale du déterminisme du sexe chez les parasites étudiés.

18. Pontes dans de grands et de petits hôtes alternés

La femelle d'*Itopectis t. europeator* AUB. n° 155 capturée à Hyères (Var) le 27 août 1954, pondit alternativement dans des nymphes de *Tenebrio* (hôte de grande taille pour elle), et dans des chrysalides d'*Ephestia* (hôte de petite taille). Sa descendance fut constituée de

TABLEAU 4

Ponte de *Pimpla contemplator* MÜLL. (= *turionellae* auct. nec L.) n° 312 (du bois de Vincennes, le 19 septembre 1955, sortie du réfrigérateur le 22 novembre), dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées. Les *Ephestia* ont été mesurées desséchées. Du 16 décembre au 6 janvier, la ♀ n° 312 a séjourné au réfrigérateur à 4 °C.

Date de la ponte (1955-56)	Numéro de la ponte	Taille de l'hôte en mm	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu	Date de la ponte	Numéro de la ponte	Taille de l'hôte	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu
23 XI	1	8,5	♂	7 XII	26	7	♂
23 XI	2	8,5	♂	8 XII	27	8	♂
25 XI	3	10,5	♀	8 XII	28	6,5	♂
25 XI	4	8	♀	8 XII	29	9,5	♀
25 XI	5	10	♀	8 XII	30	8	♂
28 XI	6	7,5	♀	9 XII	31	9,5	♀
28 XI	7	10,5	♀	9 XII	32	7	♂
30 XI	8	7,5	...	9 XII	33	9	♀
30 XI	9	10,5	♀	9 XII	34	7	♂
30 XI	10	7,5	♂	10 XII	35	9	♀
1 XII	11		...	10 XII	36	7	...
1 XII	12	10	♀	10 XII	37	10	♀
2 XII	13	8,5	♀	12 XII	38	9	♀
2 XII	14	10	♀	12 XII	39	10	♀
2 XII	15	7,5	♀	15 XII	40	8	♂
3 XII	16	9	♀	16 XII	41	8	♀
3 XII	17	8	♀	6 I	42		...
5 XII	18	7,5	...	6 I	43		...
5 XII	19	10,5	♀	9 I	44		...
5 XII	20	8,5	♀	10 I	45	8	♂
5 XII	21	9,5	♀	12 I	46	8	♂
7 XII	22	8,5	♂	13 I	47	8,5	♂
7 XII	23	9,5	...	16 I	48	9,5	♂
7 XII	24	8	♂	Mort de la ♀ n° 312			
7 XII	25	9	♀				

19 femelles et de 10 mâles. Or, tous les mâles, sans exception, sortirent des petits hôtes, en l'occurrence des chrysalides d'*Ephestia* (quelques femelles se développèrent aussi dans les chrysalides d'*Ephestia*).

Une autre expérience consiste à offrir au parasite alternativement des hôtes de grande taille et de petite taille, appartenant à une même espèce. J'ai fait cette expérience avec des femelles de *P. contemplator* MÜLL. et d'*I. alternans* GRAV. auxquelles je présentai des chrysalides d'*Ephestia* de 9 mm alternant avec des chrysalides de 7 mm (à défaut de chrysalides ayant exactement la taille requise, j'utilisai quelques rares exemplaires de 8 mm).

La femelle de *I. alternans* GRAV. n° 298, capturée dans le bois de Vincennes à l'approche de l'hiver, produisit seulement deux descendants femelles et 11 mâles. Or, les deux femelles sont sorties d'*Ephestia* de 9 mm.

La femelle de *P. contemplator* MÜLL. n° 312 (tableau 4), capturée dans le bois de Vincennes le 19 septembre 1955, séjourna deux mois au réfrigérateur, et pondit à partir du 23 novembre dans des chrysalides d'*Ephestia* de 7 à 10 mm. Cette femelle pondit surtout des œufs fécondés durant la première moitié de sa ponte : en effet, 15 femelles et seulement 3 mâles se développèrent dans les premières chrysalides parasitées (23 XI-5 XII). Les 3 mâles sont issus de petites chrysalides. Dans la deuxième moitié de la ponte au contraire, la femelle n° 312 se mit à pondre régulièrement, des œufs fécondés dans les chrysalides les plus grandes, et des œufs non fécondés dans les plus petites...

Contrairement à la femelle n° 312, la femelle de *P. flavicoris* THS. n° 334, qui pondit dans les mêmes conditions, répondit positivement

TABLEAU 5

Ponte de *Pimpla flavicoris* THS. n° 334 (obtenue le 14 VI de 6 *Ephestia* alignées, accouplée à 2 ♂), dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées.

Date de la ponte (1956)	Numéro de la ponte	Taille de l'hôte en mm	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu	Date de la ponte	Numéro de la ponte	Taille de l'hôte	2 ^e génération : sexe du parasite obtenu
18 VI	1	10		26 VI	14	7	♂
19 VI	2	7	♂	27 VI	15	10	♂
21 VI	3	10	♂ ♀	27 VI	16	7	
21 VI	4	7,5	♂	27 VI	17	10	♀
21 VI	5	9,5	♂ ♀	28 VI	18	7	♀
23 VI	6	10	♂ ♀	28 VI	19	10	♂
23 VI	7	7,5	♂	28 VI	20	10	♂
23 VI	8	10		30 VI	21	8	♀
25 VI	9	9,5		30 VI	22	10	♂
25 VI	10	7,5	♂	30 VI	23	7	
26 VI	11	10	♂	30 VI	24	9,5	
26 VI	12	7	♂	5 VII			Mort de la ♀ n° 334
26 VI	13	9	♂				

à la taille de l'hôte au début de la ponte (tableau 5) : durant les cinq premiers jours, elle déposa régulièrement des œufs non fécondés mâles dans les trois *Ephestia* de 7 mm, et des œufs fécondés femelles dans les *Ephestia* de 9 à 10 mm qui lui furent présentées. Durant les trois jours qui suivirent, la femelle n° 334 ne pondit plus que des œufs non fécondés dans toutes les chrysalides. Enfin, pendant les quatre derniers jours de la ponte, elle produisit à nouveau un nombre égal de mâles et de femelles, qui, cette fois-ci, furent répartis de façon anarchique, sans relation avec la taille de l'hôte.

Conclusions. — De cette série d'expériences, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1. Les diverses *Pimplines* étudiées ont fourni une réponse significative à la taille de l'hôte.

2. Toutefois, chaque ponte présente des « périodes » durant lesquelles les résultats ne sont pas concluants.

3. Ces périodes non significatives n'occupent pas une position fixe dans chaque ponte.

4. Durant ces périodes, les descendants mâles aussi bien que les descendants femelles sont disposés de façon anarchique, c'est-à-dire sans relation avec la taille de l'hôte.

5. Des différences de l'ordre de 25 % dans la taille de l'hôte peuvent être détectées par le parasite, et peuvent provoquer ou inhiber la fécondation de l'œuf.

6. Au cours des expériences qui viennent d'être exposées, j'ai souvent offert au parasite, *le même jour*, un grand hôte, et immédiatement après un petit, puis un deuxième hôte de grande taille suivi d'un petit. Ces hôtes se sont succédé très rapidement, ce qui n'a pas empêché les œufs fécondés d'être régulièrement et exclusivement distribués dans les hôtes les plus grands à certains moments de la ponte : cette observation tend à infirmer, du moins pour les *Pimplinae*, l'hypothèse formulée par divers auteurs (notamment par FLANDERS, 1956) selon laquelle des spermatozoïdes résiduels, égarés dans l'utérus ou le vagin, pourraient féconder au hasard des œufs destinés à produire normalement des mâles. En réalité, dans les périodes où la femelle répond au stimulus « taille de l'hôte », le fonctionnement psychophysiologique du mécanisme de détermination du sexe n'est pas gêné par l'alternance des hôtes de grande et de petite taille.

19. Pontes dans des hôtes de même taille, mais d'espèces différentes

On peut se demander si la répartition des sexes chez les *Pimplines* est toujours la même pour des hôtes de même taille, à quelque espèce que ceux-ci appartiennent.

Je n'ai pas étudié ce problème à fond, et quelques indices seulement me sont apparus lors de l'examen de la ponte de la femelle n° 15; en effet, la femelle d'*Itopectis alternans* GRAV. n° 15 pondit exclusivement dans des séries de chrysalides d'*Euproctis phaeorrhæa* DON. (de grande taille pour une *Itopectis* FÖRST.) alternant avec des séries de nymphes de *Tenebrio molitor* L. ayant approximativement la même taille.

La descendance de cette femelle n° 15 se trouva distribuée de la manière suivante : 11 femelles sortirent de chrysalides d'*Euproctis*, tandis que 6 femelles et 7 mâles se développèrent dans des nymphes de *Tenebrio*.

Y eut-il fécondation préférentielle des œufs déposés dans les *Euproctis*? L'odeur de l'hôte doit-elle être ajoutée à la liste des facteurs susceptibles de modifier la répartition des sexes chez les *Pimplinae*? Je ne puis encore l'affirmer. Nous savons seulement que les femelles ont des préférences pour certains hôtes et pour certaines odeurs, phénomène signalé dans le chapitre 13.

20. Pontes dans des nymphes entassées alternant avec des nymphes isolées dans l'ordre 6, 1, 6, 1, 6, 1... ou 15, 5, 15, 5... etc.

Dans les chapitres qui suivent, j'ai tenté d'analyser la réponse des Pimplines, non plus à la taille d'un hôte donné, mais à un hôte composite constitué de plusieurs hôtes groupés en une masse unique.

Je présentai donc à des femelles de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.), d'une part des nymphes de *Tenebrio molitor* L. isolées, enveloppées de papier de soie, d'autre part des paquets de six nymphes identiques aux précédentes, enfermées toutes ensemble dans un même papier de soie.

Cette expérience, simple en apparence, fut compliquée par plusieurs facteurs imprévisibles, et donna, outre les résultats escomptés, des résultats apparemment négatifs qui sont autant de voies nouvelles ouvertes à la recherche.

Des nymphes de *Tenebrio* groupées, et des nymphes isolées, dans l'ordre 6, 1, 6, 1, 6, 1, furent offertes notamment aux femelles de *P. turionellae* L. nos 32, 36 et 88, dont les descendants se trouvèrent répartis de la manière suivante (tableau 6) :

La femelle n° 88 produisit 14 descendants femelles dont 13 sortirent de nymphes de *Tenebrio* groupées par paquets de 6. Une seule femelle, au début de la ponte, se développa dans un *Tenebrio* isolé. La même femelle n° 88 produisit également 20 descendants mâles; or, 12 de ces mâles sortirent de nymphes isolées... tandis que les 8 autres sont issus de nymphes groupées par paquets de 6!

TABLEAU 6

Ponte de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 32 (obtenue de chrysalide de *Pieris brassicae* L., accouplée à 4 ♂, séjourne au réfrigérateur du 1^{er} juillet au 24 août). Cette ♀ a pondu dans des nymphes de *Tenebrio* isolées (1) ou entassées (6), et dans des chrysalides de Lépidoptères (E.p. = *Euproctis phaeorrhaea* DON., A.g. = *Abraaxas grossulariata* L. et A.u. = *Aglais urticae* L., ces deux dernières étant de grande taille pour le parasite).

Date de la ponte (1953)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
27 VIII	1	1	larve morte	3 X	35	6	nymphes mortes
2 IX	2	E.p.	♂	5 X	36	1	larve morte
2 IX	3	E.p.		7 X	37	1	♂
3 IX	4	1	♀	8 X	38	1	♂
4 IX	5	1		8-13 X	39-40		
4 IX	6	1	♂	15 X	41	1	♂
5 IX	7	1		16 X	42	1	♂
5 IX	8	1	larve morte	19 X	43	1	;
5 IX	9	1	<i>id.</i>	20 X	44	6	♂ 2 ♀
7 IX	10	1	♀	23 X	45	E.p.	
7 IX	11	1		24 X	46	1	larve morte
7 IX	12	6	♂ ♀	26 X	47	1	
8 IX	13	1	♂	27 X	48	1	larve morte
9 IX	14	1	♀	27 X	49	A.u.	
9 IX	15	6	2 ♀	28 X	50	A.u.	
10 IX	16	6	♂ ♀	29 X	51	1	♂
12 IX	17	1		30 X	52	6	♀
12 IX	18	6	♀	31 X	53	6	3 ♂
14 IX	19	1	♂	6 XI	54	1	♂
14 IX	20	6	♂ ♀	10-16 X	55-57		
16 IX	21	1	♂	17 XI	58	6	♂
16 IX	22	6	2 ♀	18 XI	59	1	prénymphes mortes
16 IX	23	1		20 XI	60	1	
16 IX	24	1		21 XI	61	1	♂
18 IX	25	6	3 ♀	23-25 XI	62-64		
19 IX	26	A.g.	♀	27 XI	65	1	♂
19 IX	27	1		30 XI	66	6	
21 IX	28	1	♂	3 XII	67	1	♂
23 IX	29	6	♂ 3 ♀	3 XII	68	1	
26 IX	30	6	♀	9 XII	Mort de la ♀ n° 32		
28 IX	31	A.u.	♀				
30 IX-3X	32-34						

Les descendants des femelles n°s 32 et 36 se trouvèrent répartis de façon analogue (tableau 6). Toutefois, ces deux femelles pondirent un « excès » d'œufs fécondés au début de la ponte, œufs qui donnèrent des descendants femelles dans des nymphes isolées (*cf.* chapitre 17). Par contre, une semaine environ après le début de la ponte, les femelles n°s 32 et 36 déposèrent régulièrement des œufs non fécondés dans les nymphes de *Tenebrio* isolées, mais dans les nymphes groupées par paquets de 6, des œufs fécondés en grand

nombre, ainsi que plusieurs œufs vierges. Enfin, la ponte de la femelle n° 32 se termina par une période où seuls des œufs mâles furent déposés (*cf.* chapitre 17).

J'ai tenté une expérience du même ordre avec la femelle de *P. instigator* F. n° 171, à la différence près que j'offris à cette espèce de grande taille, des paquets de 5 à 6 nymphes de *Tenebrio* alternant avec des paquets de 15 à 20 nymphes semblables. Les résultats furent trop sommaires pour être concluants : dans la première partie de sa ponte, la femelle n° 171 déposa deux œufs fécondés dans des paquets de 15 nymphes, mais les paquets de 5 à 6 nymphes produisirent trop peu de parasites pour qu'un phénomène de fécondation différentielle puisse apparaître clairement. La femelle en question passa aux deux tiers de sa vie par une période durant laquelle elle produisit soudain 6 descendants femelles qui sortirent aussi bien des petits que des grands paquets de nymphes (*cf.* chapitre 17).

Les femelles de *P. instigator* F. n°s 146 et 154, et celle d'*A. compunc-tor* L. n° 149 pondirent dans les mêmes conditions un grand nombre d'œufs mâles; en outre, chacune de ces trois *Pimplinae* produisit un unique descendant femelle. Or, les trois femelles de petite taille ainsi obtenues sortirent toutes les trois de nymphes groupées par paquets de 15 à 22.

Une telle expérience est difficile à réaliser, car elle nécessite l'utilisation d'un nombre considérable de nymphes.

Conclusions. — Si l'on ne tient pas compte de la série inhabituelle de femelles qui sortirent de nymphes isolées au début de la ponte, le schéma suivant met approximativement en évidence les phénomènes observés :

6 <i>Tenebrio</i> groupés	$\begin{matrix} \nearrow & 2 \text{ à } 4 \text{ ♀} \\ \searrow & 0 \text{ à } 2 \text{ ♂} \end{matrix}$	rapport ♀/♂ = 2/1 = 2
<i>Tenebrio</i> isolés	1 ♂	rapport ♀/♂ = 0/1 = 0

Les résultats de cette série d'expériences montrent que le parasite répond d'une manière différentielle aux deux sortes d'« hôtes » qui lui sont présentés. Si l'on considère que la « taille » de l'hôte détermine le sexe de l'œuf pondu, on doit admettre que le parasite traite un paquet de nymphes comme un hôte de grande taille. Toutefois, la présence d'une proportion non négligeable de mâles dans les paquets de nymphes indique que l'identité de l'hôte composite avec un hôte de grande taille n'est pas parfaite.

21. Pontes dans des nymphes groupées et isolées
dans l'ordre 6, 1, 1, 1, 6, 1, 1, 1, 1... ou 10, 1, 1, 1, 10, 1, 1, 1, 1... etc.

Pour compléter les expériences précédentes, afin d'égaliser les pontes dans les hôtes composites de grande taille et dans les petits hôtes, j'ai multiplié ces derniers, et offert à des femelles de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), des nymphes groupées et isolées, dans l'ordre 6, 1, 1, 1, 6, 1, 1, 1, 1... Les femelles n^{os} 83, 85, 117 et 199 pondirent dans de telles conditions, et leurs descendants se trouvèrent répartis de la manière suivante :

La femelle n^o 83 produisit 24 descendants mâles distribués aussi

TABLEAU 7

Ponte de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) n^o 85 (obtenue le 14 XI de chrysalide d'*Abraxas grossulariata* L., accouplée à 1 ♂) dans des nymphes de *Tenebrio* isolées (1) ou groupées (6). Ce tableau a déjà été publié avec plus de détails (AUBERT, 1954).

Date de la ponte (1953-54)	Número de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1953-54)	Número de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
16 XII	1	1		14 IV	30	1	
La ♀ cesse de piquer les chrysalides et hiberne dehors				15 IV	31	6	♂ ♀
13 III	2	1	♂	27 IV	32	1	♂
15 III	3	1	♂	28 IV	33	1	♂
16 III	4	6	2 ♂	29 IV	34	1	
18 III	5	1	larve morte	30 IV	35	1	
19 III	6	1	♂	30 IV	36	1	
19 III	7	1		30 IV	37	10	♂
20 III	8	6	2 ♂ ♀	3 V	38	1	♀
23 III	9	1	♂	3 V	39	6	♂
25 III	10	1	♂	4 V	40	1	♂
25 III	11	1	♂	4 V	41	1	
26 III	12	1	larve morte	5 V	42	1	♀
26 III	13	6	2 ♂ 2 ♀	6 V	42 bis	1	♀
30 III	14	1	♂	6 V	43	6	♂
31 III	15	1	♂	22 V	44	1	♂
31 III	16	1	♂	24 V	45	1	♀
1 IV	17	7	4 ♂	27 V	46	8	
2 IV	18	1	♂	30 V	47	1	
3 IV	19	1	♂	2 VI	48	1	
3 IV	20	1	♂	4 VI	49	8	♂
5 IV	21	1	♂	5 VI	50	1	♂
5 IV	22	1	♀	8 VI	51	1	
6 IV	23	1	♂	8 VI	52	8	2 ♂ et larve morte
6 IV	24	6	♂	9 VI	53	8	♂
8 IV	25	8	2 ♂ ♀	10 VI	54	1	
9 IV	26	1	♂	11 VI	55	1	
10 IV	27	1		11 VI	56	8	3 ♂ et larve morte
12 IV	28	1	♂				
13 IV	29	6	3 ♂	27 VI	Mort de la ♀ n ^o 85		

bien dans les paquets de 6 que dans les nymphes isolées. De plus, cette même femelle donna naissance à trois descendants femelles : l'un d'eux sortit d'une grande chrysalide de *Pieris* SCHRK. placée au milieu de la ponte comme contrôle, tandis que les deux autres descendants filles se développèrent chacune dans un paquet de 6 nymphes de *Tenebrio*.

J'ai déjà publié et analysé en 1954 la ponte de la femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 85. Je rappelle qu'au début de sa vie, cette femelle produisit 6 descendants femelles, dont 5 sortirent de nymphes de *Tenebrio* groupées par paquets de 6 (tableau 7). Aux deux tiers de sa vie, elle présenta une période durant laquelle des œufs fécondés, qui donnèrent 4 descendants femelles, furent pondus dans des nymphes isolées. Enfin, on observe dans cette ponte une troisième période au cours de laquelle seuls des œufs mâles non fécondés furent pondus (cf. chapitre 17).

Les descendants des femelles n°s 117 et 199 (tableau 8) se trou-

TABLEAU 8

Ponte de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 199 (obtenue le 25 III d'un paquet de 8 *Tenebrio*, accouplée à 2 ♂), dans des nymphes de *Tenebrio* isolées (1) ou entassées (6). Le 9 décembre, j'ai coupé les antennes de la ♀ n° 199 à la hauteur des 8^e et 10^e articles du funicule.

Date de la ponte (1954-55)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1954-55)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
17-23 XI	1-5	1		15 XII	29	1	♂
23 XI	6	6	♂ ♀	15 XII	30	7	2 ♀
25 XI	7	1		17 XII	31	1	♀
25 XI	8	1	♂	18 XII	32	1	♂
26 XI	9	1	♂	18 XII	33	1	larve morte
26 XI	10	6	2 ♂ ♀	20 XII	34	1	♀
30 XI	11	1	♂	20 XII	35	6	♀
1 XII	12	1	♀	21 XII	36	1	larve morte
2 XII	13	1	♂	21 XII	37	1	♀
2 XII	14	1		23 XII	38	1	♀
3 XII	15	8	♂	23 XII	39	6	♂
6 XII	16	1	♂	4 I	40	1	♂
6 XII	17	1	♂	4 I	41	1	
6 XII	18	1		5 I	42	1	♂
7 XII	19	1	♂	5-8 I	43-46		
7 XII	20	6	♂ ♀	10 I	47	1	♂
9 XII	21	1	♂	10 I	48	8	2 ♂
10 XII	22	1	♀	11 I	49	1	larve morte
10 XII	23	1	♂	12 I	50	1	id.
11 XII	24	1	♂	12 I	51	1	id.
11 XII	25	1	♂	14 I	52	1	♂
11 XII	26	1	♂	17 I	53	1	
13 XII	27	1	♀	18 I	54	1	larve morte
13 XII	28	1		24 I			Mort de la ♀ n° 199

vèrent répartis exactement de la même manière. Les pontes de ces 2 femelles présentèrent également une seconde, puis une troisième période (voir aussi chapitre 22, ponte de la femelle n° 73 et tableau 11).

J'ai répété cette même expérience avec la femelle d'*Apechthis resinator* THNBG. n° 169. On sait que cette espèce a la même taille moyenne que *P. turionellae* L., mais on sait aussi que, contrairement à cette dernière, *A. resinator* THNBG. évolue mal dans les nymphes de *Tenebrio*, hôte défavorable pour elle (cf. chapitre 7) : en effet, sur 41 pontes de la femelle n° 169, 15 produisirent des larves qui moururent avant de se métamorphoser. Les seuls descendants adultes que j'ai obtenus, furent 4 femelles issues de nymphes groupées par paquets de 6 (dont 3 en fin de ponte), et 5 mâles dont 4 sortirent de *Tenebrio* isolés. Le pourcentage considérable de mortalité dans la ponte de la femelle

TABLEAU 9

Ponte de l'*Itoplectis europeator* AUB. n° 192 (obtenue le 27 X de *Tenebrio*, accouplée à 1 ♂) dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées (1) ou entassées (10).

Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
1 XI	1	1		26 XI	31	1	♂
1 XI	2	1		29 XI	32	1	♂
2 XI	3	1		30 XI	33	1	
2 XI	4	1		30 XI	34	1	
3 XI	5	1	larve morte	1 XII	35	1	
3 XI	6	1		1 XII	36	1	♂
4 XI	7	1	♂	1 XII	37	10	2 ♂
4 XI	8	10	♂ 2 ♀	2 XII	38	1	
6 XI	9	1		2 XII	39	1	♂
6 XI	10	1		3 XII	40	1	♂
8 XI	11	1	♂	4 XII	41	10	♀
9 XI	12	1		6 XII	42	1	
9 XI	13	9	♂ 2 ♀	6 XII	43	1	♂
10 XI	14	1	♀	7 XII	44	1	♂
13 XI	15	1	♂	7 XII	45	10	4 ♂
13 XI	16	1	♂	8 XII	46	1	♂
15 XI	17	1	♂	8 XII	47	1	
15 XI	18	10	3 ♂	8 XII	48	1	♂
16 XI	19	1	♂	9 XII	49	1	♂
16 XI	20	1	♂	9 XII	50	10	3 ♂
17 XI	21	1	♂	11 XII	51	1	♂
17 XI	22	10	3 ♂	13 XII	52	1	
18 XI	23	1		13 XII	53	1	
18 XI	24	1	♂	13 XII	54	1	♂
19 XI	25	1		13 XII	55	10	3 ♂ ♀
20 XI	26	10	4 ♂	15 XII	56	1	
23 XI	27	1	♂	16 XII	57	1	♂
23 XI	28	1	♂	16 XII	58	1	♂
24 XI	29	1	♀	20 XII	Mort de la ♀ n° 192		
24 XI	30	10	2 ♂				

n° 169 ne permet qu'une conclusion très prudente : les quelques descendants de cette femelle paraissent avoir été distribués comme les *P. turionellae* L. étudiées ci-dessus.

Enfin, les mêmes expériences ont été effectuées avec des femelles de *P. contemplator* MÜLL. et d'*Itoplectis* FÖRST. qui pondirent alternativement dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées (enveloppées de papier) et dans des chrysalides semblables groupées par paquets de 10 dans un même papier : les femelles de *P. contemplator* MÜLL. n° 309, 313, d'*I. maculator* F. n°s 105, 118, d'*I. alternans* GRAV. n° 120, d'*I. t. europeator* AUB. n° 192, pondirent dans des chrysalides entassées et isolées dans l'ordre 10, 1, 1, 1, 10, 1, 1, 1, 1...

Les résultats furent encore plus difficiles à obtenir que dans les cas précédents, car les petites espèces de *Pimpla* F. et d'*Itoplectis* FÖRST. eurent souvent une vie de courte durée. Parfois aussi, de trop nombreuses chrysalides isolées ne donnèrent aucun parasite, de sorte que la comparaison avec le sexe ratio des individus issus des paquets de 10 devenait impossible. J'ai cependant relevé sur les tableaux 9 et 10, les pontes des femelles n°s 192, (309) et 120 où les descendants furent répartis de la manière suivante :

La femelle d'*I. t. europeator* AUB. n° 192 produisit un grand nombre de descendants mâles, et 8 descendants femelles dont 6 se trouvèrent placés dans les chrysalides groupées par paquets de 10.

Dans la ponte de la femelle de *P. contemplator* MÜLL. n° 309, 6 sur 9 des descendants femelles sortirent également de paquets de 10 *Ephestia*.

TABLEAU 10

Ponte de l'*Itoplectis alternans* GRAV. n° 120 (obtenue le 3 III de *Tenebrio*, accouplée à 1 ♂), dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées (1) ou entassées (10).

Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
19 III	1	1	larve morte	5 IV	12	10	♂ 2 ♀
20 III	2	1	♂	6 IV	13	1	
22 III	3	1	♂	8 IV	14	1	
23 III	4	10	3 ♂ ♀	9 IV	15	1	♀
26 III	4 bis	1	♂	10 IV	16	1	♀
27 III	5	1	♀	10 IV	17	1	
29 III	6	1	larve morte	12 IV	18	11	♂ 2 ♀
30 III	7	10	♂ 2 ♀	15 IV	19	1	
31 III	8	1	♂	15 IV	20	1	♀
1 IV	9	1	♂	15 IV	21	1	
2 IV	10	1	larve morte	Mort accidentelle de la ♀ n° 120			
3 IV	11	10	♀				

Enfin, le tableau n° 10 représente la ponte de la femelle d'*I. alternans* GRAV. n° 120, ponte qui me semble être exactement du même type que les pontes des femelles de *P. turionellae* L. n°s 85, 117 et 199 dans des nymphes de *Tenebrio* (tableaux 7 et 8). En effet, la femelle d'*I. alternans* GRAV. n° 120 produisit 4 descendants femelles au début de la ponte dont trois sortirent d'*Ephestia* groupées. Puis elle présenta une seconde période durant laquelle des œufs fécondés furent soudain pondus en masse dans tous les hôtes. J'ai malheureusement interrompu involontairement la ponte de cette femelle le 15 avril 1954, de sorte que j'ignore si elle aurait présenté une troisième période (œufs non fécondés mâles) comme ce fut le cas chez les femelles précédentes.

Conclusions.

1. La multiplication des chrysalides ou des nymphes isolées offertes aux parasites entre les hôtes groupés par paquets de 6 ou 10, a confirmé les résultats de la précédente série d'expériences : lorsque les *Pimplinae* produisent un faible pourcentage de descendants femelles, ceux-ci sont distribués « de préférence » dans les paquets de 6, du moins au début de la ponte; ultérieurement, la plupart des femelles étudiées passèrent par une seconde période durant laquelle elles produisirent soudain un grand nombre de descendants femelles, même dans les nymphes isolées. Cette deuxième période fut suivie d'une troisième au cours de laquelle des œufs non fécondés furent pondus jusqu'à la mort de l'insecte. On peut donc représenter sommairement les résultats de cette expérience, par le schéma suivant :

1^{re} période : 6 *Tenebrio* groupés $\begin{matrix} \nearrow & 0 \text{ à } 2 \text{ } \text{♀} \\ \searrow & 0 \text{ à } 2 \text{ } \text{♂} \end{matrix}$; rapport $\text{♀}/\text{♂} = 2/2 = 1$

Tenebrio isolés $\longrightarrow$ 1 ♂ rapport $\text{♀}/\text{♂} = 0/1 = 0$

2^e période : descendants ♀ dans n'importe quel hôte.

3^e période : seulement des descendants ♂.

2. L'existence d'une seconde période durant laquelle les femelles n°s 85, 117, 120 et 199 produisirent soudain de nombreux descendants femelles est peut-être une conséquence de la rétention des spermatozoïdes pendant la période initiale de la ponte.

3. Dans la première expérience, le sexe ratio des descendants fut de 10 : 48 pour la femelle n° 85, de 10 : 33 pour la femelle n° 117, de 13 : 22 pour la femelle n° 199. Il fut donc inférieur à celui des expériences décrites dans le chapitre précédent (chapitre 20). Je pense que cette baisse du sexe ratio est due au nombre plus élevé d'hôtes isolés offerts aux parasites entre les paquets de 6 nymphes.

Les valeurs du sexe ratio relevées ci-dessus doivent être interprétées avec prudence il est vrai, car elles sont sujettes à des variations importantes. Il est certain que l'impossibilité dans laquelle nous nous trouvons d'apprécier certains facteurs, tels que par exemple l'impor-

tance du stock de spermatozoïdes actifs emmagasinés par la femelle, rend délicate l'interprétation des chiffres du sexe ratio.

Quoi qu'il en soit, les résultats de cette nouvelle série d'expériences paraissent significatifs.

22. Pontes dans une série d'hôtes isolés suivie d'une série d'hôtes groupés

Quelle serait la répartition des sexes dans la descendance d'une femelle de *Pimpline* disposant de séries d'hôtes isolés alternant avec des séries d'hôtes groupés?

J'ai effectué cette expérience avec plusieurs femelles d'*Itoplectis* FÖRST. et de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) Il convenait d'offrir tout d'abord aux femelles en question une série d'hôtes isolés, avant de leur présenter exclusivement des hôtes de même taille groupés dans un papier; une brusque modification de la répartition des sexes avait quelque chance d'apparaître dès le moment où la femelle parasite se trouverait placée exclusivement en face d'hôtes groupés.

Le tableau 11 met en évidence les résultats obtenus avec la femelle de *P. turionellae* L. n° 73 qui pondit dans des nymphes de *Tenebrio* disposées comme je viens de l'expliquer : au début de la ponte, lorsqu'elle déposa ses œufs dans des nymphes isolées, la femelle n° 73 produisit 6 descendants mâles et 1 femelle. Le sexe ratio fut alors de 1 : 6. Lorsque cette même femelle n° 73 commença de pondre dans des nymphes de *Tenebrio* groupées par paquets de 6, 8 ou 9, elle donna soudain naissance à de nombreuses femelles, de sorte que le sexe ratio fut modifié au point d'atteindre la valeur 31 : 48.

Sept semaines plus tard, j'offris à nouveau à la femelle n° 73 une série de nymphes isolées. Or, contre toute attente, le sexe ratio ne fut pas modifié une seconde fois, la femelle n° 73 ayant continué de pondre dans les nymphes isolées une forte proportion d'œufs fécondés, tout comme dans les nymphes groupées !

La femelle n° 73 se comporta alors comme les femelles n°s 85, 117, 199, etc. au moment où elles entrèrent dans cette deuxième période durant laquelle la composition de la descendance n'est plus en relation avec la taille de l'hôte (cf. chapitre 17-21).

En ce qui concerne la femelle n° 73, il est possible que la distribution anarchique de la descendance dans les petits hôtes soit résultée de la présentation continue d'hôtes groupés durant les 7 semaines précédentes, toutefois, il ne saurait être question de « tétanisation » de la musculature du canal séminal (cf. FLANDERS 1956), puisque non seulement des femelles, mais aussi des mâles se sont développés dans les nymphes groupées.

Comme chez les femelles n°s 85, 117, 199..., la ponte de la femelle

TABLEAU 11

Ponte de *Pimpla turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 73 (obtenue le 31 VIII d'*Abraxas grossulariata* L., accouplée à 3 ♂), dans des nymphes de *Tenebrio* isolées (1) ou entassées (6, 8).

Date de la ponte (1953-54)	Numéro d'ordre de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1953-54)	Numéro d'ordre de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
20 XI	1	1		29 VI	43	1	
23 XI	2	1	♂	30 VI	44	1	♀
27 XI	3	1	♀	30 VI	45	1	♂
30 XI	4	1	♂	30 VI	46	1	♀
	La ♀ cesse de pondre et hiberne dehors			30 VI	47	1	♂
30 IV	5	1	♂	1 VII	48	1	♀
1 V	6	1	♂	2 VII	49	1	larve morte
3 V	7	1	♂	2 VII	50	8	3 ♂ 3 ♀
4 V	8	1	♂	3 VII	51	8	2 ♂ 2 ♀
5 V	9	7	2 ♂				prénympe morte
7 V	10	6	♂ ♀	5 VII	52	8	5 ♂
10 V	11	6	2 ♂	6 VII	53	8	3 ♂
11 V	12	6	♂ 3 ♀	7 VII	54	8	3 ♂
13 V	13	6	♂ ♀				larve morte
15 V	14	6	2 ♂	8 VII	55	9	3 ♂
18 V	15	8	3 ♂ ♀	9 VII	56	8	4 ♂
19 V	16	8	3 ♂ ♀				larve morte
20 V	17	8	2 ♀	10 VII	57	9	2 ♂
		2 larves mortes					larve morte
21 V	18	8	2 ♂ ♀	12 VII	58	8	2 ♂
22 V	19	8	♂ ♀				2 larves mortes
24 V	20	8	3 ♂ ♀	13 VII	59	8	3 ♂
26 V	21	8	♂ 2 ♀	15 VII	60	8	♂
27 V	22	8	2 ♂ ♀				larve morte
		nympe morte		16 VII	61	8	♂
28 V	23	8	2 ♂ ♀	17 VII	62	8	3 ♂
30 V	24	8	2 ♂ ♀	19 VII	63	8	♂
1 VI	25	8	♂ 2 ♀	20 VII	64	8	2 ♂
2 VI	26	8	2 ♂ ♀				larve morte
		larve morte		21 VII	65	1	
5 VI	27	8	2 ♂ ♀	21 VII	66	1	larve morte
8 VI	28	8	2 ♂ 2 ♀	21 VII	67	1	
9 VI	29	8	♀	22 VII	68	1	♂
12 VI	30	8	2 ♂	22 VII	69	1	♂
15 VI	31	8	♂ 2 ♀	23 VII	70	1	
17 VI	32	9	2 ♂	23 VII	71	1	♂
21 VI	33	8	♂ ♀	23 VII	72	1	♂
		2 larves mortes		24 VII	73	1	♂
22 VI	34	8	2 ♂ ♀	24 VII	74	1	♂
23 VI	35	8	2 ♂	24 VII	75	1	
24 VI	36	8	♂ 2 ♀	26 VII	76	1	♂
26 VI	37	8	2 ♂	28 VII	77	8	
28 VI	38	1	♀	29 VII	78	8	2 ♂
28 VI	39	1	♂				larve morte
28 VI	40	1	♀	30 VII	79	8	♂
29 VI	41	1	♂	31 VII	80	8	larve morte
29 VI	42	1	♂	2 VIII	81	8	

La ♀ n° 73 meurt au réfrigérateur

n° 73 se termine par une troisième période durant laquelle seuls des œufs mâles non fécondés furent pondus. Or, si la deuxième période supposée de la femelle n° 73 fut précoce, la troisième le fut également, au point qu'avant de mourir, la femelle n° 73 pondit durant un mois, exclusivement des œufs mâles, aussi bien dans des nymphes groupées que dans des nymphes isolées (tableau 11). Je pense que l'apparition de nombreux mâles dans la période finale de la ponte est en relation

TABLEAU 12

Ponte de l'*Itoplectis europeator* AUB. n° 217 (obtenue le 31 I d'*Ephestia*, accouplée à 2 ♂), dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées (1) ou entassées (10).

Date de la ponte (1955)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1955)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
8 II	1	1	♀	24 II	22	1	♂
8 II	2	1		25 II	23	10	♂ 3
9 II	3	1		26 II	24	10	2 ♀
9 II	4	1		28 II	25	10	♂ 2 ♀
11 II	5	1	♀	1 III	26	10	2 ♀
11 II	6	1	♀	2 III	27	10	2 ♂ ♀
12 II	7	1	♂	3 III	28	10	larve morte
13 II	8	1	♀	4 III	29	10	♀
14 II	9	1	♂				prénympe morte
15 II	10	1		5 III	30	11	♂ ♀
16 II	11	1					larve morte
17 II	12	1	♂	7 III	31	10	♂ ♀
17 II	13	1	♂				larve morte
18 II	14	1	larve morte	8 III	32	10	♂ ♀
18 II	15	1	♀	9 III	33	10	♂
19 II	16	1	♂	10 III	34	11	2 ♂ ♀
21 II	17	1	♂	11 III	35	10	♂
21 II	18	1	♂	12 III	36	11	2 ♂ ♀
23 II	19	1	♂	14 III	37	11	
23 II	20	1	♂	15 III	38	10	♂
24 II	21	1	♀	19 III			Mort de la ♀ n° 217

avec une carence de spermatozoïdes (épuisement du stock emmagasiné dans la spermathèque?) Durant cette période, la taille de l'hôte n'intervient plus, cela se conçoit, dans la détermination du sexe de la descendance.

J'ai répété cette expérience avec des femelles d'*Itoplectis* FÖRST. qui pondirent successivement dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées puis dans une série d'*Ephestia* groupées. Le tableau 12 montre quelle fut la répartition des sexes chez les descendants de la femelle d'*I. t. europeator* AUB. n° 217 : durant 16 jours, cette ♀ pondit dans des chrysalides isolées qui produisirent des *Pimplinae* en majeure partie mâles (sexe ratio 6 : 10). Par contre, dès que la femelle n° 217 fut mise en

présence de chrysalides groupées, des œufs femelles y furent déposés en masse, de sorte que le sexe ratio atteignit la valeur inverse de 12 : 8 ! Enfin, comme les précédentes, cette femelle produisit de nombreux mâles à la fin de sa vie, même dans les paquets de 10 *Ephestia*, si bien que le sexe ratio redescendit à la valeur de 2 : 7.

Enfin, le tableau 13 représente une variante de l'expérience précédente : il s'agit de la ponte de la femelle d'*I. alternans* GRAV. n° 112 à qui j'ai présenté au contraire, une série d'hôtes de grande taille (*Tenebrio*) au début de la ponte. Ces grands hôtes produisirent

TABLEAU 13

Ponte de l'*Itopectis alternans* GRAV. n° 112 (obtenue le 13 II de *Tenebrio*, accouplée à 1 ♂) dans des nymphes de *Tenebrio* (T) et chrysalides d'*Ephestia* isolées (1) ou entassées (10).

Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1954)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
19 II	1	T	♂	5 III	12	T	
19 II	2	T		6 III	13	T	♀
20 II	3	T	larve morte	8 III	14	1	♂
22 II	4	T	♀	10 III	15	1	♂
23 II	5	T	♂	11 III	16	10	♀
24 II	6	T	♀	11 III	17	T	
25 II	7	T	♀	12 III	18	1	♂
26 II	8	T	hyperparasitée avec <i>Gelis</i>	13 III	19	1	♀
				15 III	20	10	♂ ♀
				16 III	21	1	
27 II	9	T	♀	16 III	22	1	
3 III	10	T	♀	19 III	Mort de la ♀ n° 112		
4 III	11	T	♀				

7 *Itopectis* femelles et 2 mâles. Puis la femelle n° 112 pondit dans de petits hôtes (*Ephestia*) groupés et isolés. Les sexes des descendants furent alors répartis comme au début de la ponte chez les femelles n°s 83, 85, 117, 120, 192, 199, 309... En effet, 3 mâles et 1 femelle sortirent d'*Ephestia* isolées (sexe ratio 1 : 3), et 2 femelles, 1 mâle, d'*Ephestia* groupées (sexe ratio inverse 2 : 1).

Conclusions. - Dans l'ensemble, ces expériences sont en accord avec celles qui précèdent, et également avec les expériences consistant à présenter au parasite des hôtes de grande taille et de petits hôtes isolés, c'est-à-dire que la Pimpline traite les paquets de nymphes comme des hôtes de grande taille. Toutefois, la réponse du parasite à l'hôte-piège est beaucoup moins significative que la réponse à un hôte de grande taille isolé. On doit donc admettre que l'hôte-piège ne représente qu'imparfaitement un gros hôte. J'ignore les raisons

d'une telle différence de comportement. Pour élucider ce problème, il faudrait entreprendre une série de recherches plus poussées, recherches qui dépassent les limites de mes investigations; dans le présent travail, je me suis borné à « débroussailler » la question.

23. Considérations sur le taux de ponte et la mortalité sélective ou différentielle

Il semble que le groupement des hôtes entassés dans un même papier engage souvent les *Pimplinae* à féconder les œufs qu'elles y déposent. On peut considérer que le volume important de ces hôtes-pièges « trompe » la femelle parasite qui réagit comme si elle se trouvait en présence d'un hôte normal de grande taille. Toutefois, le fait que des mâles de *Pimplines* se développent également dans les nymphes groupées, met en évidence la complexité du problème. Il en résulte que d'autres hypothèses, indépendantes du « volume » total des nymphes groupées doivent aussi être envisagées :

Lorsqu'une *Pimpline* pond dans un paquet de nymphes, elle dépose davantage d'œufs, et plus rapidement, que dans les hôtes isolés. Le rythme accéléré de la ponte (ou taux de ponte) expliquerait-il la fécondation d'un plus grand nombre d'œufs dans les hôtes groupés?

Pour étudier cette possibilité, j'ai laissé pondre plusieurs fois dans chaque nymphe isolée de petite taille, les femelles de *P. turionellae* L. n^{os} 85 à 199, et celles d'*Itopectis* FÖRST. n^{os} 192, 193, etc.

Cela n'a pas empêché les descendants femelles de se trouver distribués en majeure partie dans les nymphes groupées. Cela n'a pas empêché non plus l'apparition d'une seconde période durant laquelle des descendants femelles sortirent soudain de tous les hôtes, même des hôtes isolés. Inversement, plusieurs femelles d'*Itopectis* FÖRST. et de petites *Pimpla* F., qui pondirent chaque jour dans des *Ephestia* isolées, avec un faible taux d'oviposition, pondirent pourtant de grandes séries d'œufs fécondés femelles au début de la ponte, ou durant une partie plus ou moins importante de leur vie si elles avaient été capturées dans la nature. Ces phénomènes sont manifestement indépendants du taux de ponte.

On sait aussi que les femelles des diverses espèces étudiées produisent un pourcentage d'œufs fécondés très variable (en relation vraisemblablement avec le nombre de spermatozoïdes actifs emmagasinés); ce phénomène est lui aussi indépendant du taux de ponte qui ne peut le modifier. Même si le taux de ponte peut avoir quelque influence sur la répartition des sexes chez les descendants, ce facteur apparaît comme très secondaire chez les *Pimplinae*, et ne peut expliquer les phénomènes décrits dans les chapitres qui précèdent.

Voyons maintenant quelles peuvent être les incidences de la

« mortalité sélective » (ou différentielle) sur le sexe ratio : en 1937, JACKSON constata l'éclosion de 18 mâles et de 8 femelles de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.), issus de chrysalides d'*Ephestia kühniella* z. L'auteur en déduit qu'il s'agit probablement d'une manifestation de la mortalité différentielle, qui entraînerait la mort des femelles dans les chrysalides « trop petites pour elles ». FLANDERS a reproduit les arguments de JACKSON en 1939. En réalité, nous savons depuis CHEWYREUV (1913), que les femelles de Pimplines pondent une majorité d'œufs mâles dans les petites chrysalides, mais aussi des œufs fécondés plus ou moins nombreux, qui s'y développent sans difficulté (voir chapitre 17, tableau 14, et p. 165). Rien ne prouve donc qu'il y ait eu mortalité sélective dans l'élevage de JACKSON !

En 1932, VANDEL crut observer les manifestations de la mortalité sélective chez certains parasites Strepsiptères. Ses conclusions ont également été reproduites par FLANDERS (1939), MOURSI (1946) et NARAYANAN (1955). Ces auteurs semblent avoir ignoré le travail de KOSTITZIN qui, en 1935, reprit les chiffres publiés par VANDEL, et démontra que, *du point de vue statistique, tout se passe comme si les œufs mâles plus nombreux que les œufs femelles étaient mélangés avec ces derniers (chez les insectes étudiés par VANDEL) dans une proportion relativement stable, et indépendante du nombre d'œufs déposés sur un hôte.*

S'il ne faut pas rechercher partout les manifestations de la mortalité sélective, ce phénomène n'en existe pas moins; il est vraisemblable que certains facteurs considérés comme modifiant le sexe ratio de populations parasites, n'interviennent qu'*indirectement*, en fonction précisément de la mortalité sélective ! Parmi ces facteurs, citons la nourriture (*cf.* FLANDERS 1945), la température (*cf.* MOURSI 1946), la polyembryonie et le superparasitisme (*cf.* FLANDERS 1956); *voyez aussi* FLANDERS 1937, 1939, GROSCH 1948.

On peut se demander si la présence de *Pimplinae* femelles dans les hôtes groupés, ne pourrait pas s'expliquer par le phénomène de la mortalité sélective intervenant à la faveur du superparasitisme : en effet, si plusieurs œufs sont déposés dans des nymphes isolées, on peut supposer que les œufs non fécondés mâles ont plus de chance de parvenir à terme que les œufs femelles, en raison de leur développement plus rapide et de leur haploïdie (*cf.* GROSCH 1948).

Dans les nymphes groupées, par contre, les œufs sont disposés dans un plus grand nombre de nymphes. Il se pourrait alors que les descendants femelles issus de nymphes groupées, soient issus de celles parmi ces nymphes qui ont reçu un seul œuf. Les mâles issus de nymphes groupées se seraient développés dans les hôtes qui auraient reçu plusieurs œufs.

En réalité, cette explication n'est pas plus vraisemblable que la précédente : en effet, certains paquets de nymphes parasitées par

les femelles n^{os} 32, 36 et 88 (*cf.* chapitre 20) ont donné exclusivement des descendants femelles, bien qu'ils aient été piqués un grand nombre de fois (toutes les nymphes de ces paquets ont été disséquées et examinées après la fin des éclosions).

D'autre part, l'« excès » de descendants femelles au début de certaines pontes et durant la « deuxième période », ne peut pas davantage s'expliquer par la mortalité sélective. De plus, j'ai fait pondre certaines femelles (de *P. contemplator* MÜLL. notamment) dans des *Ephestia* isolées qui furent piquées alternativement une ou plusieurs fois (*voir* tableau 14, ponte de la femelle n^o 305). Les descendants, qui furent nombreux, se trouvèrent distribués de sorte qu'à certains moments de la ponte, on observait la prédominance de l'un ou l'autre sexe, tout à fait indépendamment du nombre de piqûres subies par les hôtes.

TABLEAU 14

Ponte de *Pimpla contemplator* MÜLL. (= *turionellae* auct. nec L.) n^o 305 (obtenue le 10 XI d'*Ephestia*, accouplée à 1 ♂), dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées.

Date de la ponte (1955)	Numéro de la ponte	Nbre de piqûres	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1955)	Numéro de la ponte	Nbre de piqûres	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
12 XI	1	1	♂	22 XI	23	1	♀
12 XI	2	2	♀	22 XI	24	2	
14 XI	3	1	+♀	23 XI	25	1	♀
14 XI	4	2	♂	23 XI	26	2	♀
15 XI	5	1	♂	24 XI	27	1	♂
16 XI	6	1	♂	24 XI	28	3	♂
16 XI	7	1	♂	25 XI	29	2	
16 XI	8	2		25 XI	30	2	
17 XI	9	1	+♀	25 XI	31	1	♂
17 XI	10	2	+♀	26 XI	32	2	larve morte
17 XI	11	1	♂	26 XI	33	1	♀
17 XI	12	3		26 XI	34	1	♀
18 XI	13	1		28 XI	35	2	♂
18 XI	14	2		28 XI	36	1	
18 XI	15	1	+♀	29 XI	37	1	♀
19 XI	16	2	+♀	29 XI	38	2	♀
19 XI	17	1	♂	30 XI	39	1	
21 XI	18	2	+♀	1 XII	40	2	
21 XI	19	1	+♀	2 XII	41	2	
21 XI	20	3	+♀	3 XII	42	1	
22 XI	21	1	+♀	3 XII	43	2	
22 XI	22	2	+♀	5 XII			Mort de la ♀ n ^o 305

De plus, je rappelle que la femelle n^o 85 (tableau 7) pondit deux œufs dans chaque nymphe isolée; or, la régularité avec laquelle des œufs mâles furent pondus dans ces nymphes isolées, n'est pas en accord avec la théorie de la mortalité sélective : dans tous les cas où les nymphes isolées produisirent des parasites mâles, la femelle n^o 85

n'aurait donc jamais pondu deux œufs femelles, mais toujours deux œufs mâles, ou un œuf mâle et un œuf femelle. S'il en était vraiment ainsi, on devrait alors se demander pourquoi la femelle n° 85 aurait ainsi disposé ses œufs, et le problème resterait entier ! En réalité, toutes les observations faites concourent à démontrer que les *Pimplinae* pondent des œufs fécondés qui donnent des descendants femelles en masse, parfois même dans les petits hôtes, lorsqu'elles y sont poussées par diverses nécessités (cf. chapitre 17).

Enfin, l'expérience décrite dans le chapitre suivant montre également que ni le taux d'oviposition, ni la mortalité sélective ne peuvent expliquer la présence des descendants femelles dans les nymphes groupées : bien au contraire, si nous admettons qu'une femelle de *Pimplinae* peut féconder ses œufs « à volonté », ceci a précisément pour corollaire d'éliminer la concurrence entre les sexes dans un même hôte, et partant, toute possibilité de mortalité sélective.

J'ajouterai que la croissance sélective entraînant une mortalité différentielle, n'explique pas non plus la prédominance des mâles dans les nymphes isolées, ou leur présence dans les nymphes groupées : nous savons en effet, que des femelles de *P. turionellae* L. parfaitement normales se développèrent dans certaines conditions aux dépens de nymphes de *Tenebrio* isolées, hôte de « petite » taille pour le parasite en question (cf. ponte de la femelle n° 36). Ces femelles issues de petits hôtes furent vigoureuses au point que certaines d'entre elles eurent une longévité maximum accompagnée d'une fécondité non moins concluante.

Le taux d'oviposition ou la mortalité sélective ne peuvent donc expliquer la distribution des descendants mâles et femelles parmi les nymphes groupées qui furent présentées aux *Pimplinae* de mes élevages. Tout se passe en réalité comme si le groupement des hôtes favorisait la fécondation des œufs, et d'autre part comme si un facteur différent et contraire empêchait la femelle d'y pondre exclusivement des œufs fécondés, ceci même lorsqu'elle est entrée dans sa seconde période... (cf. chapitre 26).

24. Réponse des *Pimplinae* aux hôtes-pièges constitués de nymphes entassées alternant avec des nymphes alignées

Étant donné que les femelles de *Pimplines* ont tendance à féconder les œufs qu'elles déposent dans les hôtes de grande taille ou dans les hôtes groupés, on peut se demander si elles sont influencées par la quantité de substance que représente l'hôte, ou si elles réagissent simplement en fonction du volume de l'hôte. En d'autres termes, les *Pimplinae* peuvent-elles dissocier ces deux facteurs ?

Pour éclaircir ce problème, j'ai présenté à des femelles d'*Itopectis alternans* GRAV. des chrysalides d'*Ephestia* entassées par paquets de 6, alternant avec 6 chrysalides identiques alignées l'une à la suite de

l'autre dans de longs cylindres de papier de soie. Toutes les chrysalides étaient identiques, mesuraient 7 mm de long, et toutes avaient la tête dirigée du même côté.

La femelle n° 333 pondit en juin 1956 alternativement dans chacun de ces hôtes-pièges. Je m'efforçai d'obtenir approximativement le même nombre de pontes dans les chrysalides alignées et dans les chrysalides entassées. Je m'efforçai aussi d'empêcher le parasite de pondre plusieurs fois au même endroit, dans les mêmes chrysalides (car les femelles sont souvent enclines à pondre plusieurs fois de suite au même endroit). Dans quelques cas, je suis allé jusqu'à intervertir l'ordre des chrysalides dans les divers groupements, ou jusqu'à retourner les paquets de chrysalides (sans changer leur disposition fondamentale). Ainsi devaient être éliminées chez les descendants les modifications possibles du sexe ratio sous l'effet du taux d'oviposition ou de la mortalité sélective (*voir* chapitre précédent).

La femelle n° 333 produisit un grand nombre de descendants mâles et 8 femelles. Or, ces 8 femelles sortirent *sans exception* de chrysalides entassées ! Je n'obtins aucun descendant femelle à partir des chrysalides alignées (tableau 15) (*).

TABLEAU 15

Ponte de l'*Itoplectis alternans* GRAV. n° 333 (obtenue le 1 VI de 6 *Ephestia* entassées, accouplée à 1 ♂) dans 6 chrysalides d'*Ephestia* entassées (ent.) ou alignées (al.).

Date de la ponte (1956)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1956)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
5 VI	1	ent.	♂	14 VI	9	ent.	3 ♀
6 VI	2	al.	♂	15 VI	10	al.	3 ♂
7 VI	3	ent.	♂ 2 ♀	18 VI	11	ent.	2 ♂
8 VI	4	al.	3 ♂	19 VI	12	al.	4 ♂
9 VI	5	ent.	2 ♀	20 VI	13	ent.	3 ♂
11 VI	6	al.	♂	21 VI	14	al.	...
12 VI	7	ent.	♂ ♀	2 VII	Mort de la ♀ n° 333		
13 VI	8	al.	3 ♂				

La Pimpline n'a donc pas répondu de la même manière à l'hôte-piège constitué de chrysalides entassées et à l'hôte-piège composé de chrysalides alignées. Or, la quantité de substance représentée par chacun de ces hôtes composites et leur volume étaient approximativement identiques. Un autre facteur a déterminé le comportement de la Pimpline : je ne connais pas encore la nature de ce (ou de ces) facteurs, mais, dans l'ensemble, les résultats des expériences effectuées

(*) Les descendants d'autres femelles qui avaient pondu dans les mêmes conditions se trouvèrent répartis de manière moins concluante ou même sans ordre apparent.

jusqu'ici m'engagent à considérer que le parasite répond peut-être à la valeur de la *section droite* de l'hôte : ainsi s'expliquerait le comportement de la femelle n° 333. Quoi qu'il en soit, nous constatons que le parasite n'est pas indifférent à la forme de l'hôte-piège. Diverses expériences (du même type que la précédente) permettraient sans doute de préciser les facteurs susceptibles d'intervenir dans la détermination du sexe de la descendance chez les *Pimplinae*.

25. Expériences accessoires

On pourrait se demander si l'épaisseur plus ou moins grande du papier enveloppant les nymphes peut avoir quelque incidence sur la répartition des sexes chez les descendants des *Pimplinae*. On voit qu'il n'en est rien si l'on examine à nouveau le tableau 2, représentant la ponte de la femelle de *P. turionellae* L. n° 135. Cette femelle pondit alternativement dans des nymphes enveloppées d'un seul papier et de trois papiers semblables étroitement appliqués autour d'elles. La répartition des sexes chez les descendants fut indépendante de ce facteur. J'ai fait la même expérience avec des femelles de *P. contemptor* MÜLL. qui se comportèrent comme la précédente.

En passant, je signalerai que les *Pimplinae* ne peuvent détecter un hôte enfermé dans un papier d'aluminium.

Pour compléter les expériences précédentes, j'ai offert alternativement à des femelles de *P. turionellae* L. une nymphe de *Tenebrio* isolée, et une nymphe semblable placée à la surface d'une volumineuse boule de coton hydrophile, le tout enveloppé de papier de soie. Les parasites allaient-ils pondre des œufs fécondés dans cet hôte-piège d'un nouveau genre? En fait, cette expérience m'a donné des résultats tout à fait inattendus : chaque fois qu'une Pimpline se trouvait devant un tel hôte, elle détectait la présence d'une chrysalide à l'intérieur, mais elle était absolument incapable de délimiter sa position exacte. Elle perforait l'enveloppe de papier sans parvenir à toucher la nymphe. Ce manège durait parfois des heures sans que la nymphe fût parasitée. Rarement, la Pimpline enfonçait par hasard sa tarière à l'endroit précis où se trouvait la nymphe, et pondait alors un œuf dedans.

Souvent, après plusieurs essais infructueux, le parasite cessait toute tentative de perforer l'hôte-piège avec sa tarière. Il continuait de l'inspecter longtemps encore, mais ne cherchait plus à le piquer. Il s'en éloignait parfois, venait l'inspecter à nouveau, faisait de rares et vaines tentatives...

J'ai fait cette même expérience avec des femelles d'*Itopectis t. europator* AUB. Le résultat fut identique.

La Pimpline est donc absolument incapable de repérer avec précision une nymphe ainsi disposée. Il en est résulté que les nymphes

parasitées dans de telles conditions furent trop peu nombreuses pour que je puisse savoir si les *Pimplines* avaient tendance ou non à y déposer des œufs fécondés.

26. Comment la femelle « mesure »-t-elle son hôte ?

Les observations qui précèdent, en confirmant et complétant celles de CHEWYREUV, montrent que les femelles des *Pimplinae* sont capables d'apprécier la taille de leurs hôtes, et qu'elles ont tendance, en accord avec la théorie de DZIERZON, à déposer des œufs fécondés dans les hôtes les plus grands.

La question se pose alors de savoir par quel mécanisme le parasite apprécie la taille de son hôte, le « mesure ». A ma connaissance, aucune recherche approfondie n'a encore été entreprise en vue d'élucider ce problème.

Un premier fait acquis à la faveur des élevages de *Pimplinae* effectués dans notre laboratoire, est que la **quantité d'odeur** plus grande dégagée par un hôte plus grand ne suffit pas, à elle seule (pas plus que la taille seule), à provoquer la fécondation des œufs. En effet, si ce facteur avait une importance primordiale dans le déterminisme du sexe, le groupement d'hôtes nombreux entassés dans un même papier, suffirait à déclencher la ponte d'œufs femelles. Or, nous savons que des descendants mâles en nombre plus ou moins important sortent de ces nymphes groupées.

On sait également que bien souvent, les petits hôtes reçoivent eux aussi des œufs fécondés. Enfin, je rappelle que la femelle n° 333, mise en présence d'hôtes-pièges constitués d'*Ephestia* entassées alternant avec des hôtes-pièges composés de chrysalides alignées, fécondait de préférence ses œufs distribués dans les premiers de ces hôtes-pièges.

La quantité d'odeur plus grande ne suffit donc pas à déclencher la fécondation de tous les œufs pondus dans les nymphes groupées.

Une autre hypothèse proposée au siècle dernier a souvent été reproduite jusqu'à nos jours pour expliquer les phénomènes du même ordre mis en évidence chez l'Abeille domestique : il s'agit de l'idée que l'**écartement des pattes** de la reine déterminerait une compression ou un relâchement des muscles du réceptacle. Chez les *Pimplinae*, cette hypothèse ne me semble pas devoir être retenue : en effet, si l'écartement des pattes suffisait à déclencher la fécondation des œufs, nous aurions exclusivement des descendants femelles dans les nymphes groupées, ce qui n'est pas le cas. De plus, lorsqu'une femelle de *Pimpline* pond dans une chrysalide de petite taille, elle s'agrippe de part et d'autre à toutes les aspérités qu'elle rencontre : les pattes sont souvent très écartées, ce qui n'empêche pas que l'œuf est pondu sans être fécondé.

Si nous passons en revue tous les organes susceptibles d'intervenir dans la détermination du sexe, nous devons examiner maintenant quel pourrait être le rôle de la tarière dans ce phénomène.

Peut-on admettre que les *Pimplinae* « apprécient » le volume de leurs hôtes d'après la **profondeur de pénétration de la tarière**? Avant de répondre à cette question, je rappellerai que le phénomène de déterminisme du sexe découvert par DZIERZON intéresse un grand nombre d'Hyménoptères, comme VANDEL le faisait déjà remarquer en 1935. On pourrait donc supposer que chez tous ces insectes, le phénomène en question relève d'un mécanisme fondamental commun. Or, s'il en est vraiment ainsi, peut-on admettre que le déterminisme du sexe soit lié à la profondeur de pénétration de la tarière, puisque la plupart des Hyménoptères qui « disposent du sexe de leurs descendants » sont dépourvus de tarière, ou pondent leurs œufs en surface?

Le sexe de l'Abeille est en partie déterminé par la taille de l'alvéole, celui des Osmies par le volume de la cellule où l'œuf est déposé, le sexe des Sphégides est en relation avec le nombre de proies accumulées dans le nid, enfin, l'œuf est déposé en surface, sur le tégument d'une larve de Coléoptère, chez les *Tiphia* F. qui fécondent ou non leurs œufs en fonction du stade de l'hôte qu'elles rencontrent.

En réalité, il est dangereux d'extrapoler et de généraliser un phénomène qui, dans ses « détails », peut varier d'un groupe à l'autre en fonction de diverses nécessités biologiques : par exemple, les petits alvéoles des Abeilles reçoivent des œufs fécondés, alors que chez les *Pimplinae*, les œufs fécondés sont distribués de préférence dans les hôtes les plus grands où les femelles, ici plus grandes que les mâles, trouvent une nourriture plus abondante.

On ne peut donc rejeter d'emblée l'hypothèse que le sexe femelle serait déterminé chez les *Pimplinae* d'après la profondeur de pénétration de la tarière. Des observations expérimentales peuvent seules nous renseigner sur la valeur de cette hypothèse. C'est pourquoi j'ai tenté l'expérience suivante :

Je présentai à des femelles de *P. contemplator* MÜLL. 6 chrysalides d'*Ephestia* entassées à raison de trois étages de deux, enfermées dans un petit récipient de métal plus haut que large. Le récipient de métal était ouvert seulement vers le haut, laissant apparaître les deux *Ephestia* de la couche supérieure. Le tout fut encore enveloppé de papier de soie, comme dans toutes les expériences précédentes.

Si la profondeur de pénétration de la tarière jouait un rôle dans la détermination du sexe, nous pourrions avoir ponte d'œufs fécondés dans les deux couches d'*Ephestia* situées au fond du récipient métallique, le parasite transperçant de part en part deux, voire les trois couches de chrysalides. Les œufs mâles non fécondés seraient distribués au contraire dans la couche superficielle de chrysalides.

En réalité, comme dans l'expérience faite avec une boule de coton,

j'obtins des résultats inattendus, fort différents de ceux que je prévoyais : le parasite, percevant la présence de chrysalides, inspectait la petite boîte de métal enveloppée de papier, mais il s'efforçait en vain de perforer la paroi de métal, délaissant le petit côté, le seul par où il aurait pu atteindre les chrysalides entassées. La Pimpline s'épuisait sur la plus grande surface de l'hôte-piège que je lui présentais, phénomène en relation avec la préférence des parasites pour les hôtes les plus grands.

Je poursuivis néanmoins l'expérience en obstruant les plus grandes parois verticales de l'hôte-piège, de sorte que le parasite ne pouvait plus accéder aux chrysalides que par le côté étroit où la boîte de métal était ouverte.

J'obtins ainsi la ponte de nombreux œufs dans les chrysalides d'*Ephestia*. Toutefois, la Pimpline déjoua une nouvelle fois mes tentatives ! En effet, sur 13 descendants ainsi obtenus de la femelle n° 256, 10 sortirent de chrysalides disposées en surface, et 3 seulement de chrysalides du deuxième étage (*). Parmi les descendants issus du deuxième étage, 2 étaient des femelles, le 3^e un mâle. Aucune chrysalide de l'étage inférieur ne fut parasitée.

Les femelles de *Pimplinae* ont donc tendance à pondre en surface dans les hôtes groupés, et il semble que la tarière soit retenue par la deuxième couche de chitine rencontrée. Lorsque cette deuxième couche est parfois transpercée à son tour, les œufs déposés plus en profondeur ne sont pas nécessairement fécondés.

D'autres observations rendent peu vraisemblable l'intervention de la tarière dans la fécondation des œufs. En effet, j'ai remarqué maintes fois que les femelles de *P. turionellae* L. pondent également en surface dans les nymphes de *Tenebrio* groupées par paquets de 6. La femelle d'*Itoplectis alternans* GRAY, n° 333 pondit également en surface dans des *Ephestia* entassées, des œufs qui donnèrent exclusivement des descendants femelles (ponte 9 de la ♀ 333 notamment, voir tableau 15).

Si la tarière n'intervient pas dans la fécondation des œufs, peut-être intervient-elle au contraire pour empêcher leur fécondation dans certains cas. La présence de mâles dans les chrysalides groupées ne pourrait-elle s'expliquer par des perceptions défavorables au niveau de la tarière, l'œuf n'étant pas fécondé si la tarière vient buter trop perpendiculairement contre une deuxième couche de chitine, traverse un espace vide, ou perfore l'extrémité étroite d'une chrysalide ? Nous ne le savons pas encore. Il n'est pas exclu que des sensations défavorables soient également perçues par les appendices céphaliques...

Mais revenons au déterminisme de la fécondation des œufs et

(*) Je signale que cette femelle capturée dans la nature a déposé presque exclusivement des œufs fécondés, même dans une série de petites chrysalides isolées que je lui avais présentées au début de la ponte.

voyons si les **appendices céphaliques** précisément n'interviendraient pas dans ce phénomène : je n'ai pas étudié jusqu'ici le rôle éventuel des palpes, mais seulement celui des antennes, et les résultats obtenus sont encore très sommaires et incomplets. En effet, l'expérience qui consiste à couper les antennes des femelles à divers niveaux, se heurte à de grandes difficultés. De plus, ici encore, j'ai obtenu des résultats inattendus.

La première difficulté résulta du fait que plusieurs femelles d'*Itoplectis* FÖRST. ainsi opérées, perdirent leur hémolymph qui perlaît par grosses gouttes à l'extrémité du moignon d'antenne et s'écoulait jusqu'à ce que mort s'ensuive. D'autres femelles cessèrent de pondre provisoirement ou définitivement. D'autres, telle la femelle d'*I. t. europeator* AUB. n° 210, pondirent exclusivement dans des hôtes de petite taille (*Ephestia* isolées) : des œufs femelles furent inégalement distribués dans toute la ponte, avant et après l'ablation des antennes, de sorte qu'aucune modification ne m'est apparue dans la répartition des sexes chez les descendants. L'absence d'hôtes groupés ou de grande taille dans de telles pontes m'empêche de tirer d'une pareille expérience, des conclusions plus précises.

D'autre part, il est impossible de connaître le moment de la ponte où l'opération peut être effectuée avec quelque chance de succès : plusieurs des femelles opérées avaient atteint sans que je puisse le prévoir, un âge où elles ne pondaient plus que des œufs non fécondés mâles. Après comme avant l'opération, elles continuèrent évidemment de pondre des œufs non fécondés mâles. D'autres étaient apparemment entrées dans leur « deuxième période » au moment de l'ablation des antennes, et la répartition anarchique des œufs fécondés qui fut observée ultérieurement relève, peut-être, d'un phénomène sans rapport avec l'opération subie par l'insecte.

Enfin, les changements éventuels dans la répartition des sexes chez les descendants seraient-ils vraiment dus à l'amputation plus ou moins sévère des antennes de la « mère », ou plutôt au choc opératoire ?

En raison de ces difficultés, je ne suis pas en mesure d'apporter ici des conclusions définitives, mais seulement quelques résultats inattendus et partiels :

La femelle d'*I. t. europeator* AUB. n° 155 dont j'ai déjà parlé, avait subi l'ablation totale d'une antenne. Pourvue d'une seule antenne, elle pondit cependant, et distribua ses œufs fécondés dans les hôtes de grande taille, de façon apparemment tout à fait normale (cf. chapitre 18).

Par contre, toutes les femelles dont les deux antennes furent tronquées eurent un comportement très particulier : elles percevaient encore la présence de l'hôte, mais elles n'étaient plus capables de le localiser avec précision, et de l'atteindre du premier coup de tarière !

Elles perforaient au hasard le faux cocon de papier qui dépassait tout autour de l'hôte et ne pouvaient atteindre la chrysalide elle-même. Ce n'est qu'après de nombreux essais infructueux que les *Pimplinae* mutilées atteignaient leur hôte par hasard. Lorsque la tarière avait enfin touché et percé la chrysalide, le parasite s'immobilisait, et l'œuf était pondu.

Or, j'ai observé exactement le même comportement anormal chez la femelle d'*Itoplectis maculator* F. n° 118 élevée au laboratoire dans une nymphe de *Tenebrio*. Cette femelle avait séjourné deux mois au réfrigérateur, à 4 °C., avant de pondre, mais elle n'avait subi aucune mutilation; elle était cependant incapable de pondre directement dans son hôte, et s'épuisait à piquer en vain dans les replis périphériques du papier. Ses œufs, distribués dans des *Ephestia* groupées alternant avec des chrysalides isolées, produisirent des descendants dont les sexes étaient répartis de façon apparemment anarchique, sans relation avec le groupement des hôtes ou leur isolement. Je n'ai pas pu établir si la femelle n° 118 avait des antennes anormalement constituées.

Inversement, la femelle de *P. turionellae* L. (= *examinator* F.) n° 199, qui avait subi l'ablation des antennes à la hauteur des 8^e et 10^e articles du funicule, présenta le comportement inhabituel qui vient d'être décrit, mais ses descendants se trouvèrent répartis de façon apparemment normale (tableau 8, comparer avec le tableau 7). Après l'ablation des antennes, la femelle n° 199 pondit une majorité d'œufs mâles dans des nymphes isolées, deux œufs femelles dans des nymphes groupées, puis présenta une deuxième période durant laquelle elle pondit des œufs fécondés dans n'importe quel hôte.

Les antennes de cette femelle avaient-elles été coupées « trop loin » au-dessus du scape?

Le seul résultat certain acquis jusqu'ici, est qu'une femelle de *Pimplinae* privée de la majeure partie de ses antennes, se trouve affectée d'un étrange « déséquilibre » et n'est plus capable de déterminer avec précision l'emplacement de son hôte.

Qu'arriverait-il si nous procédions maintenant à une ablation plus complète des antennes, en épargnant seulement quelques articles du funicule? Pour le savoir, je présentai à la femelle d'*I. t. europaeator* AUB. n° 208, des *Ephestia* groupées alternant avec des chrysalides semblables isolées, dans l'ordre 1, 1, 1, 1, 10, 1, 1, 1, 11... Vingt jours après le début de la ponte, je coupai les deux antennes de la femelle n° 208 à l'extrémité du 4^e article du funicule.

La répartition des sexes fut très intéressante chez les descendants de cette femelle, mais aussi très difficile à interpréter (tableau 16) : au début de la ponte, ses antennes étant encore intactes, la femelle n° 208 (qui s'était accouplée avec deux mâles) produisit durant la première semaine presque exclusivement des descendants femelles

TABLEAU 16

Ponte de l'*Itoplectis europeator* AUB. n° 208 (obtenue le 5 I d'*Ephestia*, accouplée à 2 ♂) dans des chrysalides d'*Ephestia* isolées (1) ou entassées (10). Le 20 janvier, après la ponte n° 21, j'ai coupé les deux antennes de la ♀ n° 208 à l'extrémité du 4^e article du funicule.

Date de la ponte (1955)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus	Date de la ponte (1955)	Numéro de la ponte	Hôtes utilisés	2 ^e génération : sexe des parasites obtenus
10 I	1	1	♀	21 I	22	1	♀
10 I	2	1		21 I	23	1	
11 I	3	1		21 I	24	1	♂
11 I	4	1		22 I	25	1	♂
12 I	5	1	♂	22 I	26	1	♀
12 I	6	10	3 ♀	22 I	27	1	♂
14 I	7	1	♀	22 I	28	10	2 ♂
14 I	8	1	♀	24 I	29	1	
14 I	9	1	♀	24 I	30	1	♂
14 I	10	1	♂	25 I	31	1	♀
15 I	11	1		25 I	32	1	♂
15 I	12	10	2 ♂ ♀	25 I	33	11	5 ♂
17 I	13	1		26 I	34	1	♀
17 I	14	1	♀	26 I	35	1	♂
17 I	15	1	♂	26 I	36	1	♂
17 I	16	1		27 I	37	1	larve morte
18 I	17	1	♂	28 I	38	1	♀
18 I	18	1	♂	28 I	39	10	5 ♀
18 I	19	11	2 ♂ 2 ♀	1 II	40	1	
20 I	20	1	♂	1 II	41	1	
20 I	21	1	♂	4 II			Mort de la ♀ n° 208

dans les chrysalides d'*Ephestia* isolées (cf. chapitre 17). Toutefois, au bout d'une semaine, l'« équilibre » fut rétabli, et la femelle répondit positivement au stimulus externe : du 17 au 20 janvier 1955, elle produisit en effet, 7 descendants mâles et 2 femelles, ces 2 femelles étant issues d'un paquet de 11 *Ephestia*. C'est à ce moment par hasard, que je procédai à l'ablation des antennes, qui furent sectionnées à l'extrémité du 4^e article du funicule. Malgré cette opération, la femelle n° 208 continua de pondre régulièrement le lendemain 21 janvier, tout en ayant beaucoup de peine à atteindre ses hôtes du premier coup de tarière.

Or, à partir du 21 janvier également, les descendants de cette femelle furent répartis de façon anarchique ! La femelle aux antennes tronquées produisit 14 descendants mâles et seulement 4 femelles durant la semaine qui suivit l'opération. De plus, ces 4 femelles sortirent d'*Ephestia* isolées, alors que 7 mâles se développaient dans les deux paquets d'*Ephestia* groupées qui avaient été placés au milieu des chrysalides isolées. Le 28 janvier par contre, la femelle n° 208 pondit soudain dans une *Ephestia* isolée et dans un groupe de 10, des œufs

fécondés qui donnèrent 6 descendants femelles ! Puis le parasite cessa de pondre et mourut le 4 février.

Tout se passa comme si la femelle n° 208 avait retenu, à partir du jour où elle fut opérée, les spermatozoïdes emmagasinés dans son réceptacle. Durant une semaine que dura ce phénomène, les quelques œufs fécondés qui furent pondus se trouvèrent déposés dans de petits hôtes isolés. Enfin, peu avant de mourir, la femelle utilisa soudain les spermatozoïdes qu'elle avait conservés, et féconda brusquement tous ses derniers œufs.

Peut-on expliquer autrement que par l'ablation des antennes, la répartition anarchique des descendants au cours de la semaine qui suivit l'opération ? Durant cette semaine, l'insecte n'a pas présenté de deuxième période comme les femelles n°s 85, 117, 199, etc. (*cf.* chapitres 17 et 21), et la répartition anarchique de ses descendants n'est comparable à aucun des phénomènes décrits jusqu'ici.

Faut-il supposer que les spermatozoïdes ont été retenus durant la période du 21 au 28 janvier parce que des sensations indispensables au déclenchement du processus de fécondation n'étaient plus perçues au niveau des antennes ? Le choc opératoire pourrait-il être cause de la distribution anarchique des spermatozoïdes durant la semaine qui suivit l'ablation des antennes ? Il n'est malheureusement pas possible à l'heure actuelle de répondre à ces questions.

En raison des difficultés techniques, je n'ai pas pu répéter l'expérience qui vient d'être décrite, et j'en interprète les résultats sous réserve. Seules de nouvelles expériences permettront de juger si les antennes interviennent (et de quelle manière) dans la détermination du sexe de la descendance.

27. Conclusions

Les élevages de *Pimplinae* que j'ai entretenus au Laboratoire d'évolution m'ont permis de confirmer dans leur ensemble, et de compléter, les observations de CHEWYREUV publiées en 1913 : les *Pimplinae* déposent de préférence des œufs qui donneront des femelles dans les hôtes de grande taille, et des œufs mâles dans les petites chrysalides. Le déterminisme du sexe est donc effectivement influencé par ce *facteur externe*.

Toutefois, la taille de l'hôte n'est que l'un des nombreux facteurs susceptibles de modifier la répartition des sexes chez les descendants. Nous savons en effet qu'une *Pimpline* pond aussi des œufs femelles dans les petites chrysalides. Tel est généralement le cas des femelles capturées dans la nature. A partir d'un certain âge d'autre part, ou tout au début de la ponte, ces parasites déposent parfois des œufs

fécondés dans n'importe quel hôte. Ces phénomènes relèvent probablement de *facteurs d'ordre interne*. Il en est de même des différences individuelles constatées entre les femelles qui produisent un pourcentage de descendants femelles beaucoup plus élevé que d'autres individus ayant pourtant pondu dans les mêmes conditions.

La résultante de ces facteurs combinés détermine la répartition des sexes chez les descendants. On conçoit que cette répartition n'obéisse pas toujours à une règle stricte.

De nombreuses expériences faites à l'aide d'hôtes-pièges constitués de nymphes groupées alternant avec des nymphes semblables isolées, ont permis de dissocier et de mettre en évidence plusieurs de ces facteurs susceptibles de modifier la répartition des sexes chez les *Pimplinae*.

Ces expériences, souvent délicates à exécuter et à interpréter, ont aussi démontré la complexité du problème : si le groupement des hôtes favorise la fécondation de ses œufs par le parasite, ce facteur ne déclenche cependant pas les mêmes réflexes que le volume d'un hôte normal de grande taille. En effet, non seulement des descendants femelles, mais aussi des mâles de *Pimplinae* sortent des nymphes groupées. Tout se passe comme si d'une part le volume des hôtes groupés engage le parasite à féconder ses œufs, en même temps que d'autre part, un (ou plusieurs) facteur contraire l'empêche de pondre exclusivement des œufs fécondés femelles dans les hôtes-pièges.

Les expériences exposées ci-dessus constituent également une tentative de disposer du sexe des Hyménoptères parasites. Si le développement de telles recherches nous permettait un jour de contrôler plus efficacement le sexe des insectes en question, il est évident que certains aspects de la lutte biologique en seraient profondément modifiés : avant de les lâcher dans la nature, il serait possible d'accroître au laboratoire le pourcentage des femelles parasites qui, seules, jouent un rôle actif et direct dans la destruction des insectes nuisibles. Toutefois, nous sommes encore loin actuellement de pouvoir exercer un tel contrôle sur le sexe des Hyménoptères : nous venons de voir que le sexe est influencé chez ces insectes par une série de facteurs externes et internes interférents, dont « la résultante détermine la répartition des sexes chez les descendants ». On conçoit que la dissociation de ces facteurs et leur contrôle, ne soient pas chose aisée.

Ceci démontre bien la complexité d'un autre problème, celui de savoir comment l'insecte apprécie le « volume » de son hôte : plusieurs observations m'ont permis d'étudier la valeur des hypothèses proposées par divers auteurs pour expliquer ce phénomène connu également chez l'Abeille depuis plus d'un siècle.

Par élimination, et par quelques expériences (si difficiles à réaliser que les résultats obtenus sont encore bien sommaires, il est vrai), j'en suis arrivé à me demander si les appendices céphaliques des *Pim-*

plinae ne seraient pas le siège des perceptions permettant à ces parasites de « mesurer » leurs hôtes.

Si tel est le cas, il se pourrait que chez tous les Hyménoptères, sociaux ou solitaires, endo- ou ectoparasites, prédateurs et paralyseurs, « disposant du sexe de leurs descendants », le même mécanisme fondamental se retrouve en définitive.

Parmi tous les phénomènes décrits chez les *Pimplinae* ou passés en revue chez les autres Hyménoptères, je n'en connais point qui permette de rejeter la théorie de DZIERZON sur le déterminisme du sexe. DZIERZON ne prétendait pas avoir tout expliqué, et sa théorie doit être complétée. Elle n'est peut-être pas valable dans tous les cas, mais elle ne doit pas pour autant être rejetée. Les *Ichneumonidae Pimplinae* paraissent précisément devoir être rangées parmi les Hyménoptères chez lesquels la théorie de DZIERZON joue un rôle important.

En 1909, CUÉNOT étudia la descendance d'une reine d'Abeille de race sélectionnée qu'il avait accouplée à un mâle d'une autre race. Il obtint quelque 300 individus mâles identiques à la reine. Deux seulement, dont il ne put expliquer l'origine, présentaient contre toute attente, des caractères paternels. Et CUÉNOT (en 1909 !) conclut son travail en ces termes : *Somme toute, le résultat que j'ai obtenu, bien que passible de critique, confirme la théorie de DZIERZON.*

Telle sera également ma conclusion en ce qui concerne les *Ichneumonidae Pimplinae*.

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE

1. Toutes les *Pimplinae* appartenant à 10 espèces, que j'ai étudiées au Laboratoire d'Évolution, ont vécu dans des tubes où elles peuvent se nourrir, s'accoupler et se reproduire. Ces parasites ont été élevés principalement aux dépens de chrysalides d'*Ephestia kühniella* z. et de nymphes de *Tenebrio molitor* L.

2. Dans la nature, on observe au printemps, une protandrie très nette chez les *Pimplines*. Par contre en automne, les mâles disparaissent avant les femelles. D'un endroit à l'autre ou d'une année à l'autre, la fréquence de chaque espèce est sujette à des variations très importantes.

3. Les *Pimplinae* ont une résistance au froid qui permet de conserver les femelles vivantes plusieurs mois au réfrigérateur avant de les faire pondre. Adultes et larves matures peuvent hiberner à la température naturelle. Les nymphes de *Tenebrio*, d'*Ephestia*, etc. destinées à être parasitées, ont également été conservées au froid.

4. En automne, les *Pimplinae* entrent en diapause; elles cessent alors de pondre et de se nourrir aux dépens de leurs hôtes. Introduites au laboratoire, à température élevée, elles ne pondent pas et se nourrissent exclusivement de miel. Leur abdomen s'emplit de réserves de graisse. Je n'ai pas réussi à rompre artificiellement la diapause, mais on peut l'éviter en maintenant les élevages à température élevée toute l'année.

5. Les femelles de *Pimplinae* se nourrissent pendant la belle saison, du contenu de leurs hôtes, même après avoir pondu à l'intérieur. Elles sont friandes de miel ainsi que les mâles.

6. La longévité à la température ordinaire peut dépasser 4 mois chez les femelles de *P. turionellae* L., 3 mois chez celles d'*Itopectis* Först. Les mâles vivent moins longtemps. La longévité dépend de nombreux facteurs, notamment de la nourriture absorbée à l'état larvaire. Des femelles adultes conservées au réfrigérateur peuvent survivre jusqu'à deux ans.

7. Les espèces étudiées s'attaquent aux nymphes et aux chrysalides de nombreuses espèces appartenant à divers ordres d'insectes. On constate néanmoins une certaine spécificité chez ces parasites. Les nymphes de *Tenebrio* par exemple, si favorables au développement de *P. turionellae* L., le sont moins pour les *Itopectis* Först. et encore moins pour *Apechthis resinator* THNBG.

8. La taille de ces parasites varie suivant celle de l'hôte; j'ai observé des femelles de *P. turionellae* L. mesurant de 3 à 15 mm.

9. L'accouplement consiste en une succession d'actes-réflexes chez le mâle, qui contourne l'abdomen de la femelle même lorsqu'elle est exceptionnellement couchée sur le dos. Dans la nature, les mâles découvrent les femelles alors qu'elles sont encore enfermées dans les chrysalides, et ils se groupent pour les féconder dès leur éclosion. J'ai observé des accouplements multiples chez toutes les espèces étudiées. Les mâles d'élevages anciens sont souvent « paralysés » par le contact d'une femelle éveillée. De leur côté, les femelles refusent souvent l'accouplement, ou donnent seulement des descendants mâles, bien qu'elles se soient accouplées. Quand elles n'ont pas été fécondées, elles se reproduisent par parthenogenèse arrhénotoque.

10. L'émission de l'œuf ne dépend pas d'une sensation de vide et de plein comme l'a prétendu PICARD, mais de sensations d'ordre chimique au niveau de la tarière.

11. Des dissections de femelles ont révélé que les glandes acide et alcaline sont situées respectivement, soit dans le flanc gauche, soit dans le flanc droit de l'insecte. D'autre part, les divers éléments de la tarière (le gorgeret aussi bien que les stylets) sont criblés de chimiorécepteurs. Enfin, le réceptacle séminal est pourvu d'une musculature très complexe qui lui permet de fonctionner comme la « pompe à sperme » des Abeilles.

12. Le sexe des Hyménoptères est déterminé génétiquement suivant le mécanisme de l'haplo-diploïdie. WHITING a précisé que le sexe résulterait de l'interaction de certains gènes.

13. Dans le chapitre 13, j'ai énuméré quelques facteurs susceptibles de modifier la répartition des sexes chez les Hyménoptères parasites.

14. J'ai révisé tous les travaux concernant la théorie de DZIERZON (ou « le sexe à la disposition de la mère »). Pour être valable, la théorie de DZIERZON doit être en accord avec le comportement de la femelle, son anatomie et l'aspect des chromosomes dans les deux sexes. Parmi les nombreux travaux concernant le déterminisme du sexe chez l'Abeille, je n'en connais point de sérieux qui permette de rejeter la théorie de DZIERZON. Cette théorie doit cependant être complétée. Les mêmes conclusions sont valables pour les Osmies, les Anthidies, les Sphégides, les Tiphiiides, etc. Chez les *Pimplinae* également, les observations de CHEWYREUV sont beaucoup plus judicieuses que celles de SEYRIC qui rejette cette théorie.

15. *Observations personnelles* : dans la nature, il est difficile d'apprécier la proportion des sexes chez les Ichneumonides à cause de la protandrie, du comportement nocturne de certaines femelles, etc.

16. Les élevages poursuivis au laboratoire se heurtent à de nombreuses difficultés (mortalité prématurée, accouplements sans fécondation, hôtes réfractaires, etc.); ils ont cependant permis d'obtenir les résultats suivants :

17. Dans les hôtes de grande taille, les Pimplines pondent en majorité ou exclusivement des œufs fécondés comme CHEWYREUV l'avait déjà observé. Les petits hôtes par contre, produisent des parasites en majorité mâles; toutefois, lorsqu'une Pimpline pond presque exclusivement dans de petits hôtes, elle passe généralement par une période « deuxième période » durant laquelle elle pond des œufs fécondés même dans les petits hôtes. Durant une dernière période « troisième période », elle ne pond plus que des œufs mâles avant de mourir. Des facteurs d'ordre interne s'ajoutent aux facteurs externes (taille de l'hôte, etc.) qui jouent un rôle dans le déterminisme du sexe. Au laboratoire les Pimplines qui viennent d'être capturées dans la nature, produisent un nombre élevé de descendants femelles.

18. Lorsqu'une Pimpline pond alternativement dans de grands et de petits hôtes (même espèce ou espèce différente), des descendants femelles sortent en majorité des grandes chrysalides, et des mâles se développent dans les petites.

19. Les *Itopectis* FÖRST. pondent de préférence des œufs femelles dans les chrysalides d'*Euproctis*, mais des œufs mâles et femelles dans des *Tenebrio* ayant approximativement la même taille.

20. Lorsqu'une *P. turionellae* L. pond alternativement dans des nymphes groupées dans un même papier, et dans des nymphes isolées, les descendants femelles sont localisés de préférence dans les nymphes groupées.

21. On obtient des résultats analogues, avec parfois apparition d'une « deuxième » et d'une « troisième période » (cf. n° 17), lorsqu'on multiplie le nombre de nymphes isolées présentées entre les nymphes groupées (6, 1, 1, 1, 6, 1, 1, 1...).

22. Le sexe ratio des descendants augmente brusquement lorsqu'on présente des séries de nymphes groupées à une Pimpline qui pondait précédemment dans des nymphes isolées.

23. Ni le taux de ponte, ni la mortalité différentielle ne peuvent expliquer pareils phénomènes.

24. Lorsqu'une femelle d'*Itopectis* FÖRST. pond dans 6 *Ephestia* entassées alternant avec 6 *Ephestia* alignées, ses descendants femelles sont parfois localisés dans les *Ephestia* entassées.

25. Les résultats de quelques expériences accessoires sont exposés dans le chapitre 25.

26. On peut se demander si la femelle de Pimpline ne « mesure » pas son hôte avec ses antennes : j'ai coupé les antennes d'une femelle d'*Itopectis* FÖRST. à l'extrémité du quatrième article du funicule; dès ce moment, la répartition des œufs mâles et femelles devint anarchique. Toutefois, cette expérience encore incomplète devrait être renouvelée et ses résultats confirmés.

27. De toutes mes expériences, je conclurai avec CUCÉNOT, que le résultat obtenu, bien que passible de critique, confirme la théorie de DZIERZON.

SUMMARY

PART I

1. All the *Pimplinae* studied in the Laboratoire d'Évolution were reared in glass tubes where they were free to feed, copulate and reproduce. These parasites have been bred mainly from pupae of *Ephestia kühniella* z. and from nymphs of *Tenebrio molitor* L.

2. In nature, a very clear protandry is observed in the *Pimplines* in spring. On the other hand, in autumn, the males die out before the females. The abundance of each species varies appreciably from place to place and from year to year.

3. The *Pimplinae* have a capacity for cold resistance permitting of the conservation of the living females for several months in the refrigerator before being allowed to oviposit. Adults and mature larvae hibernate at field temperature. The nymphs of *Tenebrio*, *Ephestia*, etc., meant to be parasitised, have equally been conserved in cold storage.

4. In autumn, the *Pimplinae* enter into diapause; then they cease to oviposit and to feed on their hosts. Taken to the laboratory conditions of high temperature, they do not oviposit, and feed exclusively on honey. Their abdomen stores up a rich reserve of fat. It has not been possible to artificially interrupt the diapause, but diapause could be prevented by maintaining the rearings at high temperature all through the year.

5. The females of the *Pimplinae* feed on the body fluids of their hosts during the favourable season, even after having oviposited in them. They, and their males as well, show a marked preference for honey.

6. At a moderate temperature, longevity is over four months for the females of *P. turionellae* L., and three months for those of *Itopectis* FÖRST. The males have a shorter duration of life. Longevity depends on various factors, particularly on the food ingested during the larval stage. Some adult females conserved in cold storage lived up to two years.

7. The species that have been studied parasitise nymphs and pupae of species belonging to the various insect orders. Nevertheless, a certain amount of specificity is seen in these parasites. For example, the nymphs of *Tenebrio*, so favourable to the development of *P. turionellae* L., are less so for *Itopectis* FÖRST., and much less so for *Apechthis resinator* THNBG.

8. The size of these parasites vary according to that of the host; some females of *P. turionellae* L. measuring from 3 to 15 mm have been observed by me.

9. Copulation consists of a succession of reflex-actions in the male which twists the abdomen of the female even when she is lying on her back. In nature, the males detect the females while the latter are still enclosed in their pupal cases; the males gather round these pupal cases to copulate with the hatching females. Multiple copulations have been observed in all the species studied. Males originating from rearings maintained for a long time are often « paralysed » by contact with active female. Under the same conditions, the female often refuse to be copulated, or give only male descendants even after copulation. Non fertilised female give male descendants only.

10. Oviposition is not dependent on a sensation of emptiness or of repletion as suggested by PICARD, but on chemical sensations received by the ovipositor. *P. turionellae* L. is capable of laying, on the maximum, about 250 eggs, and *Itopectis* FÖRST., over 100 eggs.

11. Dissections of females have revealed that the acid and alkaline glands are situated respectively, either on the left side, or on the right side of the insect. The various components of the ovipositor (the dorsal and ventral valves) are amply provided with chemoreceptor organs. The canal of the spermatheca is provided with a very complex musculature, which, as in the Bees, permits of the functioning of the spermatheca like a « sperm pump ».

12. In the Hymenoptera, sex is determined genetically according to the mechanism of haplo-diploidy. WHITING has specified that sex would be the result of the interaction of certain genes.

13. In chapter 13 have been enumerated some factors capable of modifying the determination of sex in the parasitic Hymenoptera.

14. All the works in connection with the theory of DZIERZON (or « the sex at the disposal of the mother ») have been re-examined. In order to become valid, the theory of DZIERZON must take into account the behaviour of the female, its anatomy and the nature of the chromosomes in the two sexes. Among the numerous works dealing with the sex-determination in the Bee, I know of no serious one which would permit of disproving the theory of DZIERZON. This theory has still to be completed. The same conclusions hold good for the *Apidae* *Osmia* LATR. and *Anthidium* F. the *Sphegidae*, the *Tiphidae*, etc. For the *Pimplinae*, the observations of CHEWYREUV are much more judicious than those of SEYRIG who rejects this theory.

15. *Personal observations*: in nature, it is difficult to estimate the sex-ratio of the Ichneumonids due to the protandry, the nocturnal habits of some of the females, etc.

16. Many difficulties (premature mortality, copulation without fecundation, host obstinacy, etc.) are encountered in rearings undertaken in the laboratory; however, the following results were obtained :

17. In hosts of large size, the *Pimplinae* lay, mainly or exclusively, fertilized eggs as had been already observed by CHEWYREUV. The small hosts, on the other hand, produce parasites mainly of the male sex; however, when a *Pimpline* oviposits exclusively in small hosts, it generally goes through a period « second period » during which it lays some fertilized eggs even in these small hosts. In the course of a last period « third period », it lays only male-forming eggs before death. Some internal factors, in addition to the external factors (size of host, etc.) play a role in sex-determination. In the laboratory, the *Pimplines* which have been freshly collected in nature, produce a greater number of female descendants.

18. When a *Pimpline* oviposits alternately in large and in small hosts (of the same or of different species), female descendants are produced by the majority of the large pupae, and some males develop in the smaller ones.

19. *Itoplectis* FÖRST. lays, by preference, female-producing eggs in the pupae of *Euproctis*, but male-producing and female-producing eggs in the nymphs of *Tenebrio* having approximately the same size.

20. When a *P. turionellae* L. oviposits alternately in nymphs grouped inside a paper covering, alternating with isolated nymphs, the female descendants usually come out of the grouped nymphs.

21. Analogous results are obtained, with occasional appearance of a « second » and of a « third period » (cf. no. 17), when we increase the number of isolated nymphs introduced between the grouped nymphs (6, 1, 1, 1, 6, 1, 1, 1, 1,...).

22. The sex-ratio of the descendants increases abruptly when a series of grouped nymphs are offered to a *Pimpline* which had been ovipositing in isolated nymphs.

23. Neither the rate of egg-laying nor the differential mortality can explain such phenomena.

24. When a female of *Itoplectis* FÖRST. oviposits in 6 *Ephestia* packed together, alternating with 6 *Ephestia* arranged end to end, the female descendants are occasionally localised in the *Ephestia* packed together.

25. The results of some additional experiments are given in chapter 25.

26. It may be asked if the female *Pimpline* does not « measure » the host by means of its antennae : I have amputated the antennae of a female of *Itoplectis* FÖRST. at the extremity of the fourth segment of the funicle; from this time onwards, the distribution of male and female-forming eggs became disorderly. However, this experiment still incomplete, should be repeated and the results confirmed.

27. From my experiments, I will conclude, in agreement with CUÉNOT, that the results obtained, although open to criticism, confirm the theory of DZIERZON.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, A. — 1913. Bau und Mechanismus des *Receptaculum seminis* bei den Bienen, Wespen und Ameisen. — *Zool. Jahrb. Jena. Abt. f. Anat.*, **35**, 1-74.
- ARMBRUSTER, L. — 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* LATR.). — *Archiv für Zellforschung*, **11**, 242-326.
- 1919. Methodisches und kritisches zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei Bienen. — *Z. wiss. Insektenbiol. Berlin*, **15**, 73-79, 129-132.
- AUBERT, J.-F. — 1954. Observations préliminaires sur le déterminisme du sexe chez quelques Ichneumonides Pimplines élevées dans des nymphes de *Tenebrio molitor* L. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. France*, **33** (2), 102-107.
- 1954. Certains insectes déterminent le sexe de leurs descendants en fonction des conditions extérieures. — *Bull. ann. Fond. suisse, Cité univ. Paris*, **3**, 11-20.
- AUDOUIN, V. — 1824. Lettre sur la génération des insectes adressée à M. ARAGO, président de l'Académie royale des sciences. — *Ann. Sci. Nat.*, **2**, 281-285.
- BAIRD, A. B. — 1922. Some notes on the Female Reproductive Organs in the Hymenoptera. — *Proc. Acadian. ent. Soc. Truro, N. S.*, **7**, 73-88.
- BAUMANN, C. — 1924. Ueber den Bau des Abdomens und die Funktion des Legeapparates von *Thalessa leucographa* GRAV. — *Zool. Anzeiger*, **58**, 149-162.
- BECKER, E. — 1930. Zur Frage von der Homologie des Männlichen und weiblichen äusseren Genitalapparates der Hymenopteren. — (Russian with german summary). *Rev. Zool. russe, Moscou*, **10** (4), 18-31.
- BERLEPSCH, A. V. — 1852 etc. Nombreuses notes. — *Eichstädter Bienenz.*, **8** et suiv.
- BLOCHMANN, F. — 1889. Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. — *Morph. J. B.*, **15**, 85-96.
- 1889. Les globules polaires chez les œufs d'insectes se développant sans fécondation. — *Bull. Sci. France, Belgique*, **3** (2), 93-94.
- BORDAGE, E. — 1912. Notes biologiques recueillies à l'île de la Réunion. — *Bull. Sci. Fr. Belg.*, **46**, 29-92.
- BORDAS, M. — 1893. Sur l'appareil génital mâle des Hyménoptères. — *C. R. Ac. Sci.*, **117**, 746-748.
- 1894. Anatomie de l'appareil venimeux des *Ichneumonidae*. — *Zool. Anz.*, **17**, 385-387.
- 1894. Appareil glandulaire des Hyménoptères. — *Thèse Fac. Sci. Paris*, Masson, 362 p.
- 1895. Appareil génital mâle des Hyménoptères. — *Ann. Sci. Nat. Zool.*, **20**, 103-184.
- 1897. Description anatomique et étude histologique des glandes à venin des insectes Hyménoptères. — G. Carré, Paris, 56 p.
- 1908. Sur quelques points d'anatomie des glandes venimeuses des Hyménoptères. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **8**, 136-140.
- 1917. Anatomie des glandes venimeuses des *Pimplinae*. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **12**, 197-198.
- 1919. Considérations générales sur les glandes venimeuses des Hyménoptères Térébrants. — *Insecta, Rennes*, **9**, 94-96.
- 1931. Anatomie comparée des ovaires de quelques Hyménoptères. — *C. R. Ac. Sci. Fr. Paris*, **192**, 1751-1753.
- BOULANGÉ, H. — 1924. Recherches sur l'appareil copulateur des Hyménoptères et spécialement des Chalastogastres. — *Mém. Trav. Fac. cathol. Lille*, **28**, 1-444.
- BOVERI, TH. — 1887. Zellen-Studien. — *Jenaisch. Zeitschr.*, **21**.
- 1890. *Id.*, **24**.
- 1905. *Id.*, **39**.
- BRESSLAU, E. — 1906. Der Samenblasengang der Bienenkönigin. — *Zool. Anz.*, **29**, 299-323.

- BROCHER, FR. — 1926. Observations sur le *Perithous mediator* GRAV. Étude anatomique de la tarière, de ses muscles et de son fonctionnement. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **95**, 391-410.
- BRUNSON, M. H. — 1937. The influence of the instars of host larvae on the sex of the progeny of *Tiphia popillivora* ROH. — *Science*, **86**, p. 197.
- BUTTEL-REEPEN, H. V. — 1905. Die Ursachen der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene und die analytisch-statistische Methode. — *Z. wiss. Insektenbiol.*, **1** (1. Folge **10**), 441-445.
- BUYSSON, R. DU. — 1892. Sur les glandes à venin des Ichneumonides. — *Rev. Ent.*, **11**, 257-258.
— 1900. Sur le *Pimpla flavipes* GRAV. (Hym.). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, p. 164.
- CARLET, G. — 1884. Sur le venin des Hyménoptères et ses organes excréteurs. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **4**, CVIII-CX.
- CECCONI, G. — 1912. La Tortrice delle querce in Italia. — *Boll. Lab. Zool. Agr. Portici*, **6**, 308-319.
- CHAUVIN, R. — 1952. Déterminisme du polymorphisme social chez les Abeilles. — *Coll. internat. C.N.R.S. Paris*, **34**, 117-122.
- CHESHIRE, F. R. — 1885. The apparatus for differentiating the sexes in Bees and Wasps. An anatomical investigation into the structure of the Receptaculum Seminis and adjacent parts. — *J. Roy. micr. Soc. London*, **2** (5), 1-15.
- CHEWYREUV, I. — 1911. (Les insectes parasites et hyperparasites). — *Ed. départ. forestier St. Petersburg*, 1-60.
— 1913. (Regulierung des Geschlechts der Nachkommen durch die Weibchen der Ichneumoniden). — *St. Petersburg Bull. labor. Biol.*, **13** (2), 24-30.
— 1913. Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des Ichneumonides. — *C.R. Soc. Biol. Paris*, **74**, 695-699.
— 1913. Oviposition in Ichneumon Flies. — *J. Microsc. Soc. London*, **4**, p. 385.
- CLAUSEN, C. P. — 1939. The effect of host size upon the sex ratio of Hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonization. — *J. New York, ent. Soc.*, **47** (1), 1-9.
— 1940. Entomophagous Insects. — Mc Graw Hill Rub. Co., London, 688 p.
- CUÉNOT, L. — 1899. Sur la détermination du sexe chez les animaux. — *Bull. Sci. Fr. Belg.*, **32** (1), 462-534.
— 1909. Les mâles d'Abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? — *Bull. Sci. Fr. Belg.*, **43**, 1-9.
- CUSHMAN, R. A. — 1926. Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack. — *Proc. ent. Soc. Washington*, **28**, 5-6.
- DALLA TORRE, K. W. V. — 1910. Die Parthenogenese der Honigbiene. — *Zool. Zentralbl.*, **17**, 485-502.
- DESCY, A. — 1924. Recherches sur la sexualité et l'instinct chez les Hyménoptères. — *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **58**, 1-37.
- DETHIER, V. G. — 1947. The response of hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor. — *J. exp. Zool.*, **105**, 199-207.
- DICKEL, F. — 1908. Zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. — *Zool. Anz.*, **33**, 222-236.
- DONCASTER, L. — 1907. Spermatogenesis of the Honey bee. — *Anat. Anz.*, **31**, 168-169.
- DOTEN, S. B. — 1911. Concerning the relation of food to reproductive activity and longevity in certain Hymenopterous parasites. — *Agr. Experim. Station Univ. Nevada, Bull.*, **78**, 1-30.
- D'ROZARIO, A. M. — 1941. The development and homologies of the genitalia and their ducts in Hymenoptera. — *Abstr. Diss. Univ. Cambridge*, 23-24; *Id.* 1942. — *Trans. R. ent. Soc. London*, **92**, 363-415.
- DUFOUR, L. — 1841. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. — *Mém. Acad. Roy. Sc. Inst. Fr.*, **7**, 267-647.
- DZIERZON, J. — 1845 etc. — Nombreuses notes. — *Eichstädter. Bienenzeitung*.

- FABRE, J. H. — 1879-1890. Souvenirs entomologiques. — Paris Delagrave, 3^e série, 317-433.
- FAHRINGER, J. — 1922. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Schmarotzerwespen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung für biolog. Bekämpfung von Schädlingen. — *Zeitschr. angew. Ent. Berlin*, **8**, 325-88.
- FAURE, J. C. — 1924. Sur le déterminisme de la ponte chez *Pimpla instigator*, Ichneumonide parasite de *Pieris brassicae* L. — *Feuille Nat. Paris*, **45**, 153-157.
— 1926. Sur l'origine adaptative de la tarière des Hyménoptères parasites. — *C.R. Biol. Lyon*, **94**, 1162-1163.
1926. Contribution à l'étude d'un complexe biologique : la Piéride du chou (*Pieris brassicae* L.) et ses parasites Hyménoptères. — *Thèse, Fac. Sc. Lyon*, 1-223.
- FAURE, J. C. & A. PAILLOT. — 1923. Observations biologiques sur *Hemiteles areator* GRAY. — *C.R. Soc. Biol. Paris*, **89**, 1301-1302.
- FLANDERS, ST. E. — 1939. Environmental control of sex in Hymenopterous insects. — *Ann. Ent. Soc. Amer. Columbus*, **32**, 11-26.
— 1942. Oösortion and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. — *Id.*, **35** (3), 251-266.
— 1942. The sex ratio in the Hymenoptera a function of the environment. — *Ecology*, Lancaster Pa, **23**, 120-121.
1943. The role of mating in the reproduction of parasitic Hymenoptera. — *J. ec. Ent.*, **36**, 802-803.
1944. Diapause in the parasitic Hymenoptera. — *Id.*, **37**, 408-411.
1944. Olfactory responses of parasitic Hymenoptera in relation to their mass production. — *Id.*, **37** (5), 711-712.
— 1945. The role of the spermatophore in the mass propagation of *Macrocentrus ancyliivorus*. — *Id.*, **38**, 323-327.
— 1945. The bisexuality of uniparental Hymenoptera, a function of the environment. — *Amer. Naturalist*, Lancaster, **79**, 122-141.
— 1950. Control of sex in the honeybee. — *Sci. Monthly*, **71** (4), 237-240.
— 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. — *Canad. Ent.*, **82**, 134-39.
— 1956. The mechanisms of sex-ratio regulation in the parasitic Hymenoptera. — *Insectes sociaux*, **3**, 325-334.
- FOX, J. H. — 1927. The life history of *Exeristes roborator* FAB. a parasite of the European Corn borer. — *Nat. Res. Council Univ. Ontario, Ottawa*, **21**, 1-72.
- FRANÇOIS, FRÈRE F. RUEHER. — 1937. Das Rätsel der Geschlechtsbestimmung des Bieneneies. — *Elsass Lothring. Bienenzücht.* **65**.
- FRINGS, C. F. — 1929. Beobachtete Paarung bei Ichneumoniden. — *Soc. ent. Stuttgart*, **44**, 26.
- FRINGS, H. & M. — 1949. The loci of contact chemoreceptors in insects. — *Amer. Midl. Nat.*, **41**, 602-658.
- FRÜHAUF, E. — 1924. Lege-Apparat und Eiablage bei Gallwespen. — *Zeitschr. wiss. Zool.*, **121**, 656-723.
- FULTON, B. B. — 1933. Notes on *Habrocytus cerealellae* ASHM., parasite of the Angoumois grain moth. — *Ann. ent. Soc. Amer.*, **26**, 536-553.
- GENIEYS, P. — 1925. *Habrobracon brevicornis* WSM. — *Ann. ent. Soc. Amer.*, **18** (2), 143-202.
- GIVEN, B. B. — 1944. Notes on the anatomy of *Diadromus (Thyraeella) collaris* GRAY. (*Hym. Ichn.*). — *Trans. Roy. Soc. New Zeal.*, **74** (2), 154-164.
- GRAHAM, A. G. — 1947. Feeding of *Pimpla examinatore* RATZ. on host pupae exposed for parasitism. — 77th. *Rep. entom. Soc. Ontario* (1946), 44-55, *Toronto*.
- GRASSÉ, P. P. — 1935. Parasites et parasitisme. — Paris, A. Colin, 224 p.
1951. Traité de zoologie. — Paris, Masson & Cie, **10** (1), 1-978, **10** (2), 1-1948.
- GUHL, A. & R. DOZORCEVA. — 1934. A contribution to the knowledge of sex determination in *Hymenoptera*. *C. R. Ac. Sc. U.R.S.S., Leningrad*, **3**, 522-526.

- HANNA, A. D. — 1935. Fertility and toleration of low temperature in *Euchalcidia caryobory* HANNA (*Hym. Chalcid.*). — *Bull. ent. Res.*, **26**, 315-322.
- HASE, A. — 1924. Die Schlupfwespen als Gifttiere. — *Biol. Zbl. Leipzig*, **44** (5), 209-243.
— 1924. Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtslebens männlicher Schlupfwespen. — *Arb. Biol. Reichsanst. Land Forstwiss. Berlin*, **12** (5), 339-346.
— 1937. Neue Beobachtungen über die Männchen und Weibchen der Schlupfwespe *Nemeritis canescens* GRAY. — *Arb. morphol. tar. Ent. Berlin-Dahlem*, **4**, 47-61.
- HEBERDEY, R. — 1931. Zur entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführe der Insekten. — *Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere, Berlin*, **22**, 416-586.
- HOLDAWAY, F. G. & H. F. SMITH. — 1932. A relation between size of host puparia and sex ratio of *Alysia manducator* PANZ. — *Austr. J. exp. Biol. Med. Sc.*, **10**, 247-259.
- JACK, R. W. — 1916-1917. Parthenogenesis amongst the workers of the Cape Colony honey-bee. — *Tr. ent. Soc. London*, 396-403.
- JACKSON, D. J. — 1937. Host-selection in *Pimpla examinitor* F. — *Proc. Roy. ent. Soc. London*, **12**, 81-91.
- JACOBI, E. F. — 1939. Ueber Lebensweise, Auffinden des Wirtes und Regulierung der Individuenzahl von *Mormoniella vitripennis* WALKER. — *Arch. néerl. Zool.*, **3**, 197-282.
- KAWALL, J. H. — 1870. Entomologische Anmerkungen. — *Stett. Ent. Ztg.*, **21**, 108-110.
- KERR, W. E. — 1950. Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. — *Genetics*, **35**, 143-152.
— 1950. Evolution of the mechanism of caste determination in the genus *Melipona*. — *Evolution*, **4** (1), 7-13.
— 1952. A variação do numero de cromosomas na evolução dos Hymenoptera. — *Sci. genet. Turin*, **4**, 182-190.
- KERR, W. E. & H. H. LAIDLAW. — 1956. General Genetics of Bees. — *Advances in Genetics*, **3**, 109-153.
- KHALIFA, ABD EL FATTAH. — 1948-1949. The biology of spermatophore production in Insects. — *Abstr. Diss. Univ. Cambridge*, 27-28.
- KOSTITZIN, V. A. — 1935. Sur la relation entre le sexe et le nombre de parasites dans le même hôte. — *C. R. Ac. Sci. Fr., Paris*, **201**, 624-626.
- KRAEPELIN, C. — 1873. Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der Bienenartigen Tiere. — *Zeitschr. wiss. Zoologie*, **23**, 289-330.
- KÜCHENMEISTER, F. — 1857. Warum legt eine Bienenkönigin ein unbefruchtetes Ei in eine Drohnenzelle? Warum ein befruchtetes in die Arbeiterzelle und primäre Weiselwiege, etc.? — *J. Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen u. der Tiere*, **3**, 233-267.
- KUTTAMATHIATHU, J. J. — 1956. De la présence de chimiorécepteurs sur la tarière de *Philotrypesis caricae* L. (*Hym. Chalcid. Callimomidae*). — *C. R. Ac. Sci.*, **243**, 1163-1164.
- LABOULBÈNE, A. — 1858. Histoire d'un Ichneumon parasite des Araignées (*Pimpla fairmairii*). — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **6**, 797-817.
- LACAZE-DUTHIERS, M. — 1849. Recherches sur l'armure génitale des insectes. — *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 3^e sér., **12**, 353-374; 1850, *id.*, **14**, 17-52.
- LEONARDI, G. — 1928. Elenco delle specie di Insetti dannosi e loro parassiti ricordati in Italia fino all'anno 1911. — *Ann. R. Sc. Sup. Agric., Portici, Modena*, **17** (3), 1-159.
- LEUCKART, R. — 1858. Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenese der Insekten. — *J. Moleschotts Unters. zur Naturlehre des Menschen u. der Tiere*, **4**, 327-438.
- LEYDIG, F. — 1859. Zur Anatomie der Insekten. — *Arch. Anat. Physiol.*, 149-183.
1921. Sur la biologie d'un Chalcidien. — *C. R. Ac. Sci.*, **173**, 733-735.
- LILLIE, F. R. — 1919. Problems of fertilization. — *Univ. Chicago Sci. Ser.*, **12**, 1-278.

- MACKENSEN, O. — 1939. Egg viability in the honey bee and its bearing on the problem of sex determination. — *Genetics, Menasha*, **24**, 79-80.
— 1943. The occurrence of parthenogenetic females in some strains of honey bees. — *J. ec. Ent.*, **36** (3), 465-467.
- MANNING, F. J. — 1952. Sex determination in the honey bee. — *Evolution, Lancaster*, **6**, 443.
1953. The sex chromosom of the honey bee. — *Id.*, **7**, 388-390.
1956. The structure and fonction of the spermatheca in Sawflies, Wasps and Bees. — *Microscope G. B.*, **10** (11), 282-284 (12), 318-325.
- MARCHAL, P. — 1894. Sur le réceptacle séminal de la guêpe. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **63**, 44-49.
— 1896. La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. — *Arch. Zool. expér. génét.*, 3^e sér., **4**, 1-100.
- MARK, E. L. & M. COPELAND. — 1906. Some stages in the spermatogenesis of the honey bee. — *Proc. Amer. Ac. Arts Sc.*, **42**, 101-112.
- MARTELLI, G. — 1907. Contribuzioni alla biologia della *Pieris brassicae* L. e di alcuni suoi parassiti ed iperparassiti. — *Boll. Lab. Zool. Agr. Portici*, **1**, 170-224.
— 1931. Contributo alla conoscenza dell'« *Aporia crataegi* L. » e di alcuni suoi parassiti ed epiparassiti. — *Id.*, **25**, 171-241.
- MAYER, K. — 1934. Beitrag zur Sinnesphysiologie der Schlupfwespe *Nemeritis canescens* GRAV. — *Arb. phys. angew. Ent. Berlin-Dahlem*, **1** (3), 245-248.
- MEVES, FR. — 1903. Ueber Richtungskörperbildung im Hoden von Hymenopteren. — *Anat. Anz.*, **24**, 29-32.
— 1907. Die Spermatocytenbildung bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. — *Archiv. mikros. Anat. Bonn*, **70**, 444-491.
- MEYER, N. F. — 1925. Zur Biologie und Morphologie von *Pimpla examinator* F. — *Zeitschr. angew. Ent.*, **11** (2), 202-212.
- MOREAUX, DR. — 1951. Mise au point des connaissances actuelles relatives à la ponte et au déterminisme du sexe chez l'Abeille. — *Bull. Soc. Sc. Nancy*, **10**, 21-33.
- MORLEY, CL. — 1933. The Hymenopterous parasites of the British Lepidoptera. — *Trans. ent. Soc. London*, **81** (2), 133-183.
- MOURSİ, A. A. — 1946. The effect of temperature on the sex ratio of parasitic Hymenoptera. — *Bull. Soc. Fouad 1^{er} Entom.*, **30**, 21-37.
— 1946. The effect of temperature on development and reproduction of *Mormoniella vitripennis* WLK. (*Hym. Chalcid. Pteromal.*). — *Id.*, 39-61.
- NACHTSHEIM, H. — 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). — *Archiv. f. Zellforschung*, **11**, 169-241.
- NARAYANAN, E. S. & B. R. SUBBA RAO. — 1955. Studies in Insect Parasitism I-III. The effect of different hosts on the physiology, on the development and behaviour and on the sex ratio of *Microbracon gelechia* ASHM. — *Beitr. z. Ent.*, **5** (1-2), 36-60.
— 1955. The anatomy of the female reproductive system of *Microbracon gelechia* ASHM. — *Id.*, **5** (3-4), 286-293.
- NICOLAS, H. — 1892. Vues générales sur les Hyménoptères. — *Congr. Zool. Moscou*, **2**, p. 114.
- NOLAN, W. J. — 1938. Sex determination in the Honeybee. — *Proc. ent. Soc. Wash.*, **40**, 105-107.
- ONION, G. W. — 1912-1914. South African « fertile » worker bees. — *Agr. J. Union South Africa*, **3**, 720-728; **7**, 44-46.
- PAILLOT, A. — 1923. Sur la variabilité du cycle évolutif d'un Ichneumonide parasite nouveau des larves de *Neurotoma nemoralis* L. — *C. R. Soc. Biol.*, **89**, 1045-1048.
- PAMPEL, W. — 1914. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. — *Zeitschr. wiss. Zool.*, Leipzig, **108**, 290-357.
- PASTEELS, J. — 1949. Déterminisme du sexe et parthénogenèse chez les Hyménoptères. — *Bull. Ann. Soc. ent. Belgique*, **24** (1-2), 9-16.

- PATTERSON, J. T. — 1917. Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. I. Data on the sexes. — *Biol. Bull.*, **32**, 291-305.
- PAULCKE, W. — 1899. Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (*Apis mellifica* L. ♂). — *Anat. Anz.*, **16**, 474-476.
- PAWLOWSKY, E. — 1914. Matériaux sur l'anatomie comparée de l'appareil génital des Hyménoptères. II. Les principaux types de glandes supplémentaires (venimeuses) de l'appareil génital féminin. — *Rev. russe Ent.*, Petrograd, **14**, 235-242.
- PECK, O. — 1937. The male genitalia in the Hymenoptera (Insecta) especially the family *Ichneumonidae* I, II. — *Canad. J. Res.*, Ottawa, **15**, Zool. Sc., 221-252, 253-274.
- PERKINS, J. F. — 1941. A synopsis of the British *Pimplini*, with notes on the synonymy of the European species (*Hym. Ichneumonidae*). — *Trans. Roy. ent. Soc. London*, **91** (12), 637-659.
- PETRUNKEWITSCH, A. — 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog.*, **14**, 573-608.
- 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. — *Id.*, **12**, 481-516.
- PHISALIX, C. — 1904. Recherches sur le venin des Abeilles. — *C. R. Ac. Sci. Paris*, **139**, 326-328.
- 1922. Animaux venimeux et venins. — Masson, Paris, 1-656.
- PICARD, M. F. — 1912. Sur la biologie du *Cacoecia costana* et de son parasite *Nemorilla varia*. — *C. R. Ass. franç. Avanc. Sci. Paris*, 429-433.
- 1921. Le déterminisme de la ponte chez un Hyménoptère Térébrant, le *Pimpla instigator* F. — *C. R. Ac. Sci. Paris*, **173**, p. 1617.
- 1922. Contribution à l'étude des parasites de *Pieris brassicae* L. — *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **56** (1), 54-130.
- POPOVICI-BAZOSANU, A. — 1909. Étude biologique comparative sur quelques espèces d'*Osmia*. — *Arch. Zool. exp. gén.*, **2**, (5), 1-26.
- RATH, O. — 1894. Ueber abnorme Zustände im Bienenstock. — *Ber. Ges. Freiburg*, **8**, 142-151.
- RICHARDSON, C. H. — 1925. The oviposition response of Insects. — *U. S. Dep. Agr. Wash. Dept. Bull.*, 1324, 1-17.
- RIS, H. & W. E. KERR. — 1952. Sex determination in the honey bee. — *Evolution, Lancaster*, **6**, 444-445.
- ROTSCHILD, LORD. — 1955. The spermatozoa of the Honey-bee. — *Trans. R. ent. Soc. London*, **107**, 289-294.
- RUTTNER, F. — 1956. Zur Frage der Spermaübertragung bei der Bienenkönigin. — *Insectes sociaux*, **3**, 351-359.
- SALT, G. — 1935. Experiment. studies in Insect parasitism *Trichogramma*, III Host selection. — *Proc. Roy. Soc. London (B)*, **117**, 413-435.
- 1936. *Id.* IV The effect of superparasitism on population of *Trichogramma evanescens* WSTW. — *J. exp. Biol. Cambridge*, **13**, 363-375.
- 1937. The sense used by *Trichogramma evanescens* WSTW. to distinguish between parasitised and unparasitised hosts. — *Proc. Roy. Soc. London (B)*, **122**, 57-75.
- 1941. The effects of hosts upon their Insect parasites. — *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, **16**, 239-264.
- SANDERSON, A. R. & D. W. HALL. — 1948. The cytology of the honey bee *Apis mellifica* L. — *Nature*, **162**, 4105, 34-35.
- 1951. La sexualité chez l'Abeille. — *Endeavour*, **10** (37), 33-39.
- 1951. Sex determination in the honey bee. — *Evolution, Lancaster Pa.*, **5**, 414-415.
- SANSON, A. — 1878. Note sur la parthénogenèse chez l'Abeille. — *Ann. Sci. Nat.*, (6), **7**, art. N° 19, 1-14.
- SCHMIEDER, R. G. — 1938. The sex ratio in the *Melittobia chalybii* ASHM., gametogenesis and cleavage in females and in haploid males (*Hym. Chalcidoidea*). — *Biol. Bull.*, **74-75**, 256-266.

- SCHEIDER, F. — 1950. Die Entwicklung des Syrphidenparasiten *Diplazon fissorius* GRAY. (*Hym. Ichn.*). — *Mitt. Schweiz. ent. Ges.*, **23** (2), 155-194.
— 1951. Einige physiologische Beziehungen zwischen Syrphidenlarven und ihren Parasiten. — *Zeitschr. angew. Ent.*, **33** (1-2), 150-162.
- SCHRAEDER, F. & A. H. STURTEVANT. — 1923. A note on the theory of sex determination. — *Amer. Natur.*, **57**, 379-381.
- SCHULTZE, P. — 1919. Einige Probleme der Geschlechtsforschung bei Insekten. *D. ent. Zeitschr.*, 393-404.
- SCHÜTZE, K. T. & A. ROMAN. — 1931. Schlupfwespen. — *Isis, Bautzen*, **12**, 1-12.
- SEVYREV, I. — Voir CHEVYREUV I.
- SEYRIG, A. — 1924. Accouplement des Ichneumons. — *Ann. Soc. ent. Fr. Paris*, **92**, 300.
— 1924. Observations sur la biologie des Ichneumons. — *Id.*, **92** 345-362.
— 1926. Observations sur les Ichneumonides 1^{re} série. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **95**, 157-172.
— 1935. Relations entre le sexe de certains Ichneumonides (*Hym.*) et l'hôte aux dépens duquel ils ont vécu. — *Id.* **40** (5), 67-70.
- SIEBOLD, C. TH. — 1843. Über das Receptaculum Seminis der Hymenopterenweibchen. — *Germar's Zeitschr. Entom.*, **4**, 362-388.
— 1856. Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. — Leipzig, Engelmann, 1-144.
— 1871. Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. — Leipzig, 1-238.
- SILVESTRI, F. — 1911. Contribuzioni alla conoscenza degli insetti dannosi e dei loro simbrionti. II *Plusia gamma* L. — *Boll. Zool. agr. Portici*, **5**, 287-319.
— 1912. *Id.* III. La Tignoletta dell'uva (*Polychrosis botrana* SCHIFF.) con un cenno sulla Tignola dell'uva (*Conchyliis ambiguella* HB.). — *Id.*, **6**, 246-307.
- SIMMONDS, F. J. — 1947. Improvement of the sex ratio of a parasite by selection. *Canad. Ent. Guelph.*, **79**, 44-44.
- SNODGRASS, R. E. — 1910. The anatomy of the Honey bee. — *U. S. Bur. of Entom. Bull.*, **18**, 1-162.
— 1925. Anatomy and Physiology of the Honey bee. — New York, 1-327.
— 1935. Principles of Insect morphology. — New York, London, 1-667.
— 1941. The male genitalia of Hymenoptera. — *Smithson. Miscell. Coll. Wash.*, **99** (14), 1-86.
- STELLWAAG, F. — 1921. Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. — *Monogr. zur angew. Ent. Berlin*, Nr. 6, 1-100.
- SWAIN, R. B., W. GREEN & R. PORTMAN. — 1938. Notes on oviposition and sex ratio in *Hyposoter pilosulus* PROV. (*Hym. Ichn.*). — *J. Kans. ent. Soc. Mc Pherson*, **11**, 7-9.
- SWAMMERDAM, J. — 1738. *Biblia naturae*. — Leyden.
- TABER, ST. — 1954. The frequency of multiple mating of queen honey bees. — *J. ec. Ent.*, **47**, 995-998.
— 1955. Sperm distribution in the spermathecae of multiple mated queen Honey bees. — *J. ec. Ent.*, **48**, 522-525.
- TAYLOR, T. H. C. — 1937. The biological control of an Insect in Fiji. — *Imp. Inst. Ent. London*, 1-239.
- THOMPSON, W. R. — 1943-1951. A catalogue of the parasites and predators of Insect pests. — Belleville Ont. Canada.
- THOMPSON, W. R. & H. L. PARKER. — 1927. Études sur la biologie des insectes parasites. La vie parasitaire et la notion morphologique de l'adaptation. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **96**, 113-146.
— 1927. The problem of host relations with special reference to entomophagous parasites. — *Parasitology, Cambridge*, **19**, 1-34.
- THORPE, W. H. & H. B. CAUDLE. — 1938. A study of the olfactory responses of Insect parasites to the food of their host. — *Parasitology, Cambridge*, **30**, 523-528.
- TROUVELOT, B. — 1921. Observations biologiques sur l'*Habrobracon johansenni* VIER. — *C. R. Soc. Biol.*, **87**, 1022-1024.

- ULLYETT, G. C. — 1936. Host selection by *Microplectron fuscipennis* ZETT. (Chalcid. Hym.). — *Proc. Roy. Soc. (B)*, **120**, No. 817, 253-291.
 — 1949. Distribution of progeny by *Chelonus texanus* CRESS. (Hym. Braconidae). — *Canad. Ent.*, **81**, 25-44.
 — 1949-1950. Distribution of progeny by *Cryptus inornatus* PRATT. — *Id.*, **81** (12), 285-299, **82** (1), 1-11.
- VANDEL, A. — 1927. La cytologie de la parthénogenèse naturelle. — *Bull. Biol. Fr. Belgique*, **61**, 93-125.
 — 1931. La parthénogenèse, Paris, Doin, 1-412.
 — 1935. Relations entre le sexe des Hyménoptères parasites et la taille de leurs hôtes. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **40**, 136-37.
- VERGNE, M. — 1935. Contribution à l'éthologie et au développement postembryonnaire de quelques Hyménoptères prédateurs (Sphégiens) en particulier de *Philanthus triangulum* F. — *Thèse Fac. Sci. Paris*, 1-141.
- VERHOEFF, C. — 1892. Neue und wenig bekannte Gesetze aus der Hymenopterenbiologie. — *Zool. Anz.*, **15**, 362-370.
- VOUKASSOVITCH, P. — 1927. Sur l'accouplement des Hyménoptères parasites. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **96**, 263-269.
 — 1931. Sur la ponte des insectes parasites entomophages. — *C. R. Soc. Biol.*, **106**, 695-697.
 — 1932. Contribution à l'étude des parasites et hyperparasites d'*Hyponomeuta malinellus* Z. — *Rev. Zool. Agr. appl., Bordeaux*, **31**, 108-120, 124-136, 137-145, 153-160, 174-182.
- WAGNER, W. — 1909. Anlockung der Schlupfwespen-Männchen durch Weibchen die noch im Cocon sassen. — *Zeitschr. wiss. Insektenbiol., Berlin*, **5**, p. 245.
- WEISMANN, A. — 1900. Über die Parthenogenese der Bienen. — *Anat. Anz.*, **18**, 492-499.
- WEYER, F. — 1927. Die rudimentären Keimdrüsen in Lebensablauf der Arbeiter von *Formica rufa* L. und *Camponotus ligniperda* LATR. mit Berücksichtigung der übrigen sozialen Hymenopteren. — *Zool. Anz.*, **24**, 205-221.
- WHITING, P. W. — 1925. Diploid males from fertilized eggs in Hymenoptera. — *Science, New York*, **62**, 437.
 — 1934. Selective fertilization and sex determination in Hymenoptera — *Amer. Nat. New York*, **68**, 68.
 — 1935. Genic balance, sex determination and selective fertilization in Hymenoptera. — *Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia*, **75**, 517-520.
 — 1940. Multiple alleles in sex determination of *Habrobracon*. — *J. Morph.*, **66**, 325-355.
- WILLIAMS, J. R. — 1951. The factors which promote and influence the oviposition of *Nemeritis canescens* GRAV. (Ichn. Ophioninae). — *Proc. Roy. ent. Soc. London (A)*, **26**, 49-58.
- WOYKE, J. — 1955. Multiple mating of the Honey bee queen (*Apis mellifica* L.) in one nuptial flight. — *Bull. Acad. polon. Sci. Warsaw*, **3**, 175-180.
- ZANDER, E. — 1911. Der Bau der Biene. — Stuttgart, Ulmer, 1-182.

(Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés,
 Faculté des Sciences, Paris).

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES ICHNEUMONIDES FRANÇAISES
DU RIVAGE MÉDITERRANÉEN (COTE D'AZUR).

Vu et approuvé :

Paris, le 29 juin 1958.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
J. PERES.

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,
Jean SARRAILH.

ACHEVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE NOUVELLE
53, QUAI DE LA SEINE, PARIS
LE 14 MAI 1959 - N° 427

Dépôt lég. édit. : 2^e trim. 1959

N° éditeur : 139 P.

